ADANSONIA

Tome IV
fasc. 1
1964

Source : MNHN, Paris

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

ADANSONIA

TRAVAUX PUBLIÉS
AVEC LE CONCOURS
DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
SOUS LA DIRECTION DE

H. HUMBERT
Membre de l'Institut
Professeur honoraire

A. AUBRÉVILLE
Professeur

Nouvelle Série

TOME IV

FASCICULE 1

1964

PARIS
LABORATOIRE DE PHANÉROGAMIE
DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
16, rue de Buffon, Paris (5e)

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

SOMMAIRE

AUBRÉVILLE A. — État actuel de la connaissance de la flore phanérogamique tropicale africaine et malgache 4

Vues d'ensemble sur la géographie et l'écologie des Conifères et Taxacées à propos de l'ouvrage de Rudolf Florin.. 8

— Problèmes de la mangrove d'hier et d'aujourd'hui 19

— Les changements de climats depuis l'ère paléozoïque.... 24

HUMBERT H. — Les Gentianacées de Madagascar (suite) 29

AUBRÉVILLE A. — Système de classification des Sapotacées. — Validation du genre *Albertisiella* Pierre 38

KASAPLIGIL B. — A contribution to the histotaxonomy of *Corylus* (*Betulaceae*) 43

DE WILDE J.J.F.E. et GUILLAUMET J.L. — Un nouveau *Dicraeanthus* africain (*Podostemonaceae*) 91

CAPURON R. — Note sur deux *Grewia* africains 99

NOZERAN R. et HALLÉ N. — *Aristolochia Embergeri*, espèce nouvelle de la forêt dense ivoirienne 101

BALLE S. — Loranthacées de Madagascar 105

VIDAL J. — Notes sur quelques Rosacées asiatiques I. (*Parinari*, *Prunus*) 142

RAYNAL J. — Notes cypérologiques II. Deux nouveaux *Scleria* ouest-africains 148

CORNER E.J.H. — La théorie de Durian ou l'origine de l'arbre moderne, 2e partie (adaptation française : N. et F. HALLÉ).... 156

CAVACO A. — Contribution à l'étude des Rubiacées de Madagascar. I. Cinchonées 185

HALLÉ N. — *Bertiera angustiana*, Rubiacée nouvelle de la Rhodésie du Nord 196

ADJANOHOUN Ed. et CLAYTON. W.D. — Un nouvel *Elionurus* de Côte d'Ivoire (Graminées) 199

Secrétaire de Rédaction
Mme A. LE THOMAS
Assistante

Source : MNHN, Paris

ÉTAT ACTUEL DE LA CONNAISSANCE DE LA FLORE PHANÉROGAMIQUE TROPICALE AFRICAINE ET MALGACHE

par A. Aubréville

Il peut sembler à certains que la connaissance systématique classique des flores phanérogamiques soit aujourd'hui achevée. C'est une impression que peuvent avoir les botanistes de l'Europe qui n'ont plus guère d'occasion de rencontrer des espèces nouvelles dans leurs herborisations. Tout au plus disputent-ils de variétés, de formes infraspécifiques en général, ou de changements ou de mises à jour de la nomenclature. La classification des plantes peut paraître aujourd'hui bien établie comme une œuvre historique acquise depuis Linné et qu'après deux siècles de travaux de systématiciens il ne reste plus qu'à la parachever dans les détails. C'est sans doute ce sentiment qui fait, qu'en France du moins, la systématique botanique classique a incontestablement perdu beaucoup de l'importance et de l'intérêt dans l'esprit des professeurs et des étudiants, qu'elle avait autrefois. Mais lorsque les botanistes s'éloignent de la végétation familière de l'Europe pénétrant dans le Monde tropical ils découvrent des flores nouvelles dans lesquelles ils se perdent et qui, en dépit d'une bibliographie déjà importante leur posent à chaque pas des problèmes difficiles nouveaux d'identification et de classification. Pour ceux-là le domaine des investigations demeure aussi vaste que celui qui se présentait aux botanistes des XVIIe et XVIIIe siècles. Cette affirmation n'étonnera personne car tout le monde sait que beaucoup de contrées tropicales sont encore peu connues. Mais il est intéressant de connaître une estimation chiffrée approximative de la tâche actuelle qui reste à accomplir aux botanistes du Monde tropical. Il est permis de s'en faire une idée précise au moins pour l'Afrique tropicale grâce à l'A. E. T. F. A. T. (Association pour l'Étude taxonomique de la Flore d'Afrique Tropicale), association privée qui groupe plus d'une centaine de taxonomistes internationaux attachés aux études floristiques de l'Afrique. Ils se réunissent tous les trois ans dans une grande ville universitaire européenne pour discuter en commun des problèmes de la flore africaine. Cette année, au mois de septembre la réunion s'est tenue à l'Université de Gênes et à l'Université de Florence. L'A. E. T. F. A. T. a depuis 1953, sur l'initiative du Professeur P. Duvigneaud de l'Université libre de Bruxelles, publié annuellement un index de tous les travaux de phanérogamie systématique et des taxa nouveaux se rapportant à l'Afrique au sud du Sahara, Afrique du Sud et Madagascar inclus, d'abord avec l'aide financière de l'UNESCO, puis du Ministère de l'Instruction Publique

Source : MNHN, Paris

de Belgique. Ainsi on peut suivre avec précision d'année en année les progrès de l'étude taxonomique de l'Afrique tropicale depuis ces dix dernières années.

Le Professeur J. Léonard de l'Université libre de Bruxelles, à chaque réunion du Groupement, a l'heureuse idée de dénombrer le nombre des espèces, genres, combinaisons nouvelles et taxa infraspécifiques nouveaux parus depuis les trois années précédant la réunion. On a ainsi une idée de l'activité des botanistes africains, des progrès accomplis dans la connaissance de la flore, du rythme de cette progression et aussi de la tâche qui reste à accomplir. J'extrais avec l'autorisation de M. Léonard les chiffres suivants de la communication qu'il a présentée à Gênes et qui sera publiée plus tard dans la revue « Webbia ».

	Genres nouveaux		Espèces nouvelles		Combinaisons nouvelles		Taxa infrasp. nouveaux	
1954 à 1956	63		1 144		791		444	
moyenne par an		21		381		264		148
1957 à 1959	52		1 308		860		405	
moyenne par an		17		436		287		135
1960 à 1962	79		1 098		1 152		331	
moyenne par an		26		266		384		110

En neuf ans (1954-1962) 194 genres nouveaux, 3 550 espèces nouvelles, 980 taxa infraspécifiques nouveaux ont été décrits, et 2 803 combinaisons nouvelles de noms ont été faites, c'est-à-dire qu'il a été publié au total 7 527 noms nouveaux de phanérogames africaines en neuf années, soit en moyenne plus de 2 nouveaux noms par jour. Sans entrer dans plus de détails on observera cependant que le rythme des descriptions et combinaisons nouvelles se maintient de période en période, c'est-à-dire puisqu'on ne constate pas de fléchissement dans cette progression que l'étude de la flore africaine est très loin d'être achevée, que des milliers d'espèces nouvelles sont encore à découvrir et à décrire, et que des révisions devront apporter dans les classifications des milliers de mutations nomenclaturales à mesure que les taxa seront mieux connus et que des rapprochements ultérieurs feront mieux ressortir des affinités peu apparentes au premier examen.

Ainsi comme le dit le Professeur Léonard la phase analytique et descriptive de l'étude de la flore africaine et malgache est loin d'être terminée. L'inventaire floristique de l'Afrique durera très longtemps encore et le rôle des botanistes systématiciens classiques demeure immense et digne d'inspirer des vocations de nouveaux chercheurs.

Nous en tirerons une conclusion, c'est que nous sommes toujours dans une période où les recherches locales et les flores régionales sont indispensables, avant de songer à la publication d'une Flore générale de l'Afrique au sud du Sahara. Les catalogues d'espèces et les Flores

Source : MNHN, Paris

vieillissent très vite. Aucune Flore publiée aujourd'hui ne peut avoir l'ambition d'être définitive. Tous les grands travaux de synthèse qui furent publiés sur l'Afrique, « Flora of Tropical Africa », « Pflanzenreich », sont aujourd'hui largement dépassés. Des Flores générales sont prématurées. Les révisions de genres et de familles qui peuvent être faites actuellement sont nécessaires, mais elles ne marquent que des degrés dans leur connaissance exhaustive. En revanche il est relativement aisé de mettre à jour des études limitées à certains groupements taxonomiques ainsi que des Flores régionales. Une Flore générale doit être assurée d'une longue stabilité. Il serait déplorable qu'à peine sortie des presses elle soit déjà dépassée par de nouvelles découvertes ou par des changements de noms ultérieurement reconnus valables.

Il n'est pas trop paradoxal d'écrire qu'en Afrique tropicale nous avons en ce qui concerne l'inventaire et la classification de la flore, deux siècles de retard sur l'Europe. Cependant à cet égard l'Afrique est encore très probablement en avance sur d'autres continents tropicaux; par rapport à l'Amérique tropicale par exemple. La flore africaine équatoriale est mieux connue que ne l'est la flore guyano-amazonienne.

Des profanes ne peuvent qu'être étonnés de cette prolifération de noms nouveaux de genres et d'espèces. C'est une des raisons probables d'une certaine désaffection vis-à-vis de la systématique botanique, bien que d'autres botanistes au contraire semblent se complaire abusivement dans cette fermentation de la nomenclature. Les progrés de la connaissance générale des flores sont inévitablement soumis à cette condition empirique. Les méthodes de la systématique sont lentes; analyses descriptives, inventaires, classifications provisoires et révisions périodiques retouchées sans cesse en tenant compte des connaissances nouvelles.

Reconnaissons qu'elles ne sont pas d'une haute productivité; elles exigent énormément de patience et de persévérance; elles ne permettent pas de faire de grandes fresques à la touche légère, sûre et définitive, ce sont des compositions où le chef-d'œuvre n'apparaît qu'après de multiples coups de pinceaux correcteurs.

Il suffit de regarder dans les références bibliographiques qui accompagnent les descriptions des espèces, la liste parfois très longue des synonymes, pour avoir une idée de la grandeur du temps et des efforts qui furent dépensés par de nombreux auteurs durant des décennies avant d'aboutir au choix d'un nom et d'une description.

Est-ce à dire qu'on ne pourrait aller plus vite et plus sûrement? Certainement non, l'efficacité des systématiciens pourrait être meilleure. Leurs progrès sont lents, la marche de leurs travaux souvent hésitante; avant d'être engagés sur la bonne voie, combien d'impasses ou de pas en arrière. Cela est d'abord l'effet des mauvaises conditions préliminaires des études, c'est-à-dire des insuffisances des matériaux d'étude. On nomme souvent des genres et surtout des espèces d'après des documents d'herbiers incomplets où manquent fleurs ou fruits ou graines, ou en mauvais état, ou trop peu nombreux ce qui ne permet pas d'apprécier

Source : MNHN, Paris

correctement la variabilité des organes végétatifs. Certaines espèces sont très rares; des années, des dizaines d'années peuvent passer avant de pouvoir compléter une première description.

L'organisation des récoltes est défectueuse, sinon mauvaise. Un botaniste dans une mission de quelques mois récolte ce que le hasard des floraisons et fructifications place sur son chemin de prospection. Des botanistes travaillant sur place pendant plusieurs années consécutives font mieux; repérant et surveillant les plantes qui leur paraissent inconnues, ils obtiennent des résultats beaucoup plus efficaces. Malheureusement les vrais systématiciens sont rares, et leur travail d'identification et de description ne peut être effectué avec sûreté que dans les grands herbiers où se rassemblent les collections de référence et où il existe l'immense bibliographie indispensable. Ils ne peuvent donc consacrer à des recherches sur le terrain en pays loin du leur, qu'une petite part de leur temps. Une organisation rationnelle voudrait qu'à chaque systématicien soient adjointes des équipes de prospecteurs entraînés, sachant reconnaître les plantes — il en existe dans les pays les plus primitifs —. Alors ces botanistes disposeraient d'une abondante documentation, complétée d'année en année; l'inventaire se poursuivrait beaucoup plus rapidement, avec une plus grande sûreté de jugement dans les classifications. Nous n'en sommes généralement pas là.

Ce ne sont pas les seuls défauts des conditions de travail du systématicien œuvrant dans les flores tropicales. Il convient d'ajouter la dispersion des collections et donc des types dans les grands herbiers nationaux. Or il n'est plus possible d'entreprendre des révisions sérieuses de taxa sans avoir au préalable consulté ces collections et essentiellement ces types. La lecture des descriptions et diagnoses publiées ne suffit pas dans des cas difficiles. Il faut en référer aux types eux-mêmes, d'où l'obligation de déplacements pour les consulter. Ce n'est pas toujours possible pour des raisons matérielles. Reste la ressource de demander à ces grands établissements botaniques la communication par voie postale des spécimens indispensables qu'ils détiennent. En général ils sont assez généreux quand les demandeurs sont des botanistes connus, mais il faut reconnaître que cette pratique, lorsqu'elle se généralise un peu trop, impose des charges élevées à ces établissements et qu'il en résulte à la longue des dommages évidents à des collections précieuses que toutes les plus sérieuses précautions ne peuvent pas éviter complètement.

Il est donc difficile de remédier à toutes ces conditions défavorables qui entravent un développement plus rapide de l'inventaire des flores tropicales. Mais les systématiciens sont gens tenaces par formation et caractère, aussi ils continuent à progresser lentement comme le mineur dans la mine, déblayant devant lui, étayant derrière lui, jusqu'à ce qu'il accède au riche filon.

Source : MNHN, Paris

VUES D'ENSEMBLE SUR LA GÉOGRAPHIE ET L'ÉCOLOGIE DES CONIFÈRES ET TAXACÉES A PROPOS DE L'OUVRAGE DE RUDOLF FLORIN

par A. Aubréville

M. Rudolf Florin vient de faire paraître un admirable livre, fruit de toute une existence de recherches : « The Distribution of Conifer and Taxad genera in Time and Space »[1]. Les aires de distribution des genres vivants et les stations connues de nombreux genres fossiles font l'objet de 68 figures. Elles sont commentées dans le texte où se trouvent en outre des indications sur l'écologie des principaux genres. Nous croyons pouvoir dégager de cet ouvrage magnifique qui résume toutes nos connaissances présentes sur la géographie et l'écologie des genres des Conifères et des Taxacées du présent et du passé quelques considérations générales.

1. Un fait essentiel déjà connu est particulièrement bien mis en évidence, la *symétrie bihémisphérique des Conifères et Taxacées*. Un groupe de genres de l'hémisphère Nord est aujourd'hui nettement séparé d'un autre groupe de genres de l'hémisphère Sud par une flore tropicale d'Angiospermes. Les 58 genres existants se divisent ainsi :

Familles	Nombre de genres existants		Total[2]
	Hém. N.	Hém. S.	
Araucariacées		2	2 (36)
Podocarpacées		7	7 (150)
Taxodiacées (incl. Sciadopityacées)	9	1	10 (15-16)
Cupressacées	11	11	22 (140)
Pinacées	11	—	11 (210)
Cephalotaxacées	1	—	1 (6)
Taxacées (incl. Astrotaxacées)	4	1	5 (20)
	36	22	58 (578)

Quelques rares exceptions ne sont pas opposables à la généralité du fait de la symétrie bitropicale. Parmi les genres du groupe boréal, seul *Taxus* pénètre dans l'hémisphère Sud à l'intérieur d'une très petite

1. Acta Horti Bergiani 20, 4, Upsala (1963).
2. Le nombre des espèces figure entre parenthèses.

Source : MNHN, Paris

aire isolée dans l'île Célèbes. Dans le groupe austral les deux importants genres *Podocarpus* et *Dacrydium* débordent dans l'hémisphère Nord. L'aire du premier couvre une partie de l'Amérique centrale et des Antilles mais demeure au sud du tropique du Cancer; en Afrique elle s'étend sur l'Éthiopie et certaines montagnes camerounaises; en Asie elle s'avance nettement au-delà du tropique dans le Sud de la Chine et du Japon. L'aire du genre *Dacrydium* dépasse de peu le 20e parallèle Nord au Thaïland, au Vietnam et dans l'extrême Sud-est de la Chine.

2. On peut faire les remarques suivantes sur la densité générique et les relations intercontinentales :

Dans le groupe boréal :

— *Pauvreté relative de la représentation européenne :* 7 genres *(Juniperus, Abies, Picea, Cedrus, Pinus, Taxus, Larix)*; de même celle de l'Afrique du Nord et du Moyen Orient : 4 genres *(Juniperus, Cedrus, Pinus, Cupressus, Tetraclinis)*, soit 10 genres pour l'ensemble Europe-Méditerranée.

— Par comparaison avec l'Europe, *très grande richesse de l'Asie du Sud-est.* Elle compte 26 genres dont 9 peuvent être considérés comme appartenant à la flore tempérée et 11 à des flores subtropicales et tropicales.

— *Richesse également de l'Amérique,* 17 genres dont 4 endémiques. Parmi eux 11 sont communs à l'Amérique et à l'Asie du sud-est, et 6 seulement communs à l'Amérique et à l'Europe.

— *La pauvreté africaine* au sud du tropique du Cancer : *Juniperus*, avec une seule espèce. Entre la richesse de l'Amérique et celle de l'Asie il est permis de parler d'une *disjonction africaine.*

— La famille des Taxodiacées est nettement prépondérante dans l'hémisphère Nord. Le seul genre *Afrotaxis* (3 esp.) est austral et endémique en Tasmanie.

Dans le groupe austral nous relèverons :

- *La très faible représentation africaine* avec les deux genres *Podocarpus* et *Widdringtonia*, ce dernier seul endémique (5 esp.).
- *La richesse chilienne,* 7 genres dont 4 endémiques.

La faible représentation malaise proprement dite avec 4 genres.

La grande richesse australe en général (Malaisie comprise) avec 16 genres. La Nouvelle Calédonie est particulièrement bien dotée avec 9 genres.

3. Au point de vue de l'écologie des Conifères et des Taxacées, il est intéressant d'essayer de répartir les genres entre la flore tempérée et la flore subtropicale et tropicale. Pour certains genres le choix est difficile et un peu subjectif, leurs aires chevauchant la zone tempérée et la zone subtropicale. *Pinus* par exemple paraît nettement représen-

Source : MNHN, Paris

tatif de la zone tempérée froide ou chaude, mais au Mexique tropical il y a une zone de concentration exceptionnelle des espèces de pins en altitude.

Nous sommes arrivés au classement approximatif suivant :

	Climats	Latitude	Nombre de genres [1]		
			a	*b*	*c*
Hémisphère boréal	froids	au delà de 60°	5	5	58
	tempérés froids	60-50°	9	13	
	tempérés	50-40°	13		
	tempérés chauds	40-30°	29		
Zone intertropicale	subtropicaux et tropicaux	30°N-30°S	38	50	
Hémisphère austral	tempérés chauds	30-40	11		
	tempérés	40-50°	11	11	
	tempérés froids	50-60°	1		
	froids	au delà de 60°			

4. En Europe, l'habitude de voir de grandes forêts de Conifères nous induit naturellement à penser que les Conifères sont des représentants des flores tempérées et froides. La revue générale de R. Florin, interprétée dans le sens où nous l'avons fait montre que les conifères n'ont que 5 genres vraiment représentatifs de la flore froide : *Juniperus*, *Abies*, *Picea*, *Larix* et *Pinus* ; ces cinq genres caractérisant également les zones tempérées boréales. En regard s'inscrivent dans la zone intertropicale 38 genres, et plus largement entre les 40e N. et S., 50 genres. On pourrait ainsi dire que les conifères bien que très abondamment répandus dans la végétation des zones tempérées au-delà des 40e parallèles, surtout dans l'hémisphère Nord où ils se répandent en d'immenses forêts, sont chorologiquement et statistiquement plutôt caractéristiques des zones chaudes du globe. Sans doute certains genres sont surtout présents dans la flore montagnarde de la zone chaude et exceptionnels dans les terres basses ; il n'en est pas moins vrai que s'en tenant aux chiffres ils sont véritablement, d'un point de vue chorologique, caractéristiques de la zone tempérée chaude subtropicale ou tropicale, comprise entre les 40e parallèles. Il est remarquable que dans la zone strictement intertropicale il y ait 38 genres. Très peu d'entre eux fréquentent cependant la forêt tropicale dense humide de basse et de moyenne altitude.

1. *a*) Nombre de genres par types climatiques.
b) Nombre de genres par groupes climatiques.
c) Nombre total des genres.

Source : MNHN, Paris

Citons : *Podocarpus* (partie), *Widdringtonia* (p.), *Araucaria* (p.), *Agathis* (p.), *Dacrydium* (p.), *Acmopyle*. Dans la zone équatoriale de l'hémisphère austral pénètrent aussi : *Phyllocladus* (Malaisie, Tasmanie, Nouvelle Zélande), *Papuacedrus* (Nouvelle Guinée).

Sauf ces quelques exceptions les véritables formations tropicales de basse altitude comptent peu de conifères. Il n'y en a ni dans la forêt amazonienne, ni dans la forêt guinéo-congolaise par exemple. Biologiquement les conifères sont exclues de ces formations d'espèces feuillues. D'un point de vue écologique d'ensemble il y a opposition entre la végétation tropicale de feuillus — exubérante sous les climats humides — et les conifères. Ces derniers sauf lorsqu'ils sont dans des stations spéciales : marais *(Taxodium, Glyptostrobus)*, crêtes rocheuses *(Pinus)*, à l'abri de la concurrence des espèces feuillues, vivent mal en communauté avec les angiospermes.

Voilà comment il y a opposition apparente entre les conclusions que l'on peut tirer des données chorologiques qui ne tiennent compte que du nombre et de l'endémisme des taxa et celles de la biologie qui sont fondées sur la vitalité et le degré d'expansion de ces taxa. Chorologiquement les genres de conifères sont nombreux dans la zone intertropicale, biologiquement — sauf en des milieux spéciaux — ils n'y sont pas à leur place quand ils peuvent être concurrencés par la flore des angiospermes; ils ne sont donc souvent que des genres reliques.

Parmi les 58 genres reconnus par R. Florin, il est nécessaire en effet de distinguer ceux qui ont des aires très localisées et qui peuvent donc être considérés comme des genres reliques. Nous en comptons environ 30, c'est-à-dire pratiquement la moitié des genres existants.

L'opposition biologique entre angiospermes et conifères dans la zone tropicale est marquée, dans certains cas où elle a pu être observée, par les entraves apportées par la végétation de feuillus à la régénération des peuplements de conifères et inversement par la propension qu'ont certaines espèces de conifères à envahir les espaces découverts — les emplacements de la forêt feuillue incendiée par exemple — là où elles n'ont pas à redouter la concurrence des espèces feuillues. En quelque sorte certains peuplements de conifères en pays tropical ont une origine pyrogène et ils ne peuvent se régénérer que si les feux détruisent ou éclaircissent la végétation feuillue dense des sous-bois. C'est le cas que je connais de certaines forêts de pins tropicaux au Mexique, en Indochine, de certaines forêts d'*Araucaria brasiliensis* dans le Sud du Brésil, des forêts de montagnes à *Juniperus procera* au Kenya. L'action pyrogène de l'homme favorise le maintien de certaines espèces de conifères en zone tropicale. Nous pourrions sans trop de paradoxe dire que les conifères sont des formes archaïques en pays tropical.

Au point de vue biologique il y a environ 6 genres dans l'hémisphère Nord, du 40e N. au 60e N. qui ont pris une extension considérable. Ils y trouvent leur milieu optimum : *Abies*, *Picea*, *Pinus* (p.), *Pseudotsuga*, *Tsuga*, *Larix*. Dans cette zone ils constituent le fond essentiel des formations forestières. On pourrait leur ajouter des genres asiatiques qui

Source : MNHN, Paris

constituent des forêts importantes à des latitudes plus basses, tempérées et tempérées chaudes : *Cryptomeria* et *Cunninghamia*, et en Amérique certaines espèces d'*Araucaria*.

5. Les cartes de distribution des genres de R. Florin situent à la fois les aires géographiques des genres existants mais aussi les stations fossiles connues donnant ainsi une idée de la distribution des conifères dans le passé. Des constatations fort intéressantes naissent de cette lecture qui permet instantanément la confrontation du présent et du passé.

Il y eut une véritable hécatombe de conifères en Europe. Plus de 20 genres ont disparu de la surface de la terre qui furent européens de la fin du paléozoïque au cénozoïque. Plusieurs d'entre eux existaient également en Amérique du Nord. En outre 19 genres disparus en Europe aujourd'hui existent encore hors d'Europe, à savoir : en Amérique du Nord, *Sequoia*, *Sequoiadendron*, *Taxodium*, *Cupressus*, *Chamoecyparis*, *Tsuga*, *Torreya*; en Afrique du Nord, *Tetraclinis* et *Cedrus*; en Asie du Sud-est, *Glyptostrobus*, *Cryptomeria*, *Cunninghamia*, *Taiwania*, *Sciadopitys*, *Cupressus*, *Chamoecyparis*, *Keteelaria*, *Tsuga*, *Pseudolarix*, *Cephalotaxus*, *Amentotaxus*, *Torreya*, tous (18) appartenant au groupe boréal actuel. Le 19e, *Araucaria*, doit être compté aujourd'hui dans le groupe austral. C'est le seul genre de l'hémisphère austral dont l'aire ait été pratiquement étendue pendant les périodes secondaire et tertiaire à toute la terre. D'après les cartes de R. Florin, il est signalé au trias supérieur en Amérique du Nord, au Groenland, en Sibérie et dans l'Inde; au Jurassique en Europe, Sardaigne, Inde, Patagonie, Nouvelle Zélande et Antarctique; au Crétacé inférieur en Afrique du Sud, Sud-Asutralie, Inde et Patagonie; au Crétacé supérieur, en Amérique du Nord, Europe, Australie et Nouvelle Zélande. Il disparaît de l'Europe au tertiaire.

Aujourd'hui encore ce genre a une aire et une amplitude écologique assez extraordinaires, puisqu'on le trouve dans la zone australe tempérée au Chili *(A. chiliensis)*, dans la zone intertropicale au bord de la mer en Nouvelle Calédonie *(A. Cookii)*, dans le Sud du Brésil *(A. brasiliensis)* en mélange avec la forêt tropicale à moyenne altitude, ou constituant de grandes forêts avec des *Podocarpus* à haute altitude, et enfin au Queensland à basse altitude, disséminé ou en petits groupes dans la forêt tropicale dense humide.

C'est le seul genre connu du groupe austral actuel qui ait au secondaire occupé l'hémisphère boréal.

6. Parmi les genres existants certains étaient déjà présents au tertiaire à l'intérieur de leur aire actuelle et — avec les réserves qui s'imposent puisque les stations fossiles sont peu nombreuses — on pourrait dire que *leur distribution géographique semble avoir été assez stable*. Ils sont en place depuis longtemps. Citons dans le groupe boréal : *Cryptomeria*, *Juniperus*, *Pseudotsuga*, *Taxus*, *Larix*, *Abies*, *Picea* et *Pinus* sont présents au Spitzberg au tertiaire. Dans le groupe austral : *Phyllocladus*, *Dacrydium*, *Podocarpus*, *Afrotaxis*, *Actinostrobus*, *Widdringtonia*, *Aus-*

Source : MNHN, Paris

trocedrus, Librocedrus. Au tertiaire donc on constate la même symétrie bihémisphérique dans la distribution de ces genres de conifères qui est celle d'aujourd'hui. On pourrait y voir un argument en faveur de l'idée de la stabilité de la répartition géographique des continents et des zones climatologiques de la terre depuis le tertiaire.

7. Nous trouvons dans les cartes de R. Florin d'autres données paléontologiques qui feraient pencher vers une thèse opposée. Citons quelques exemples. *Acmopyle*, néo-calédonien, est signalé au tertiaire en Patagonie et dans l'Antarctique. *Sequoia* de l'Ouest des U. S. A. a une aire tertiaire qui s'étend sur l'Alaska, le Groenland, le Spitzberg, l'Europe, la Sibérie, le Japon et le Nord de la Birmanie. *Sequoiadendron* de l'Ouest des U. S. A. également se retrouve au Groenland, au Spitzberg et en Europe. L'aire du *Metasequoia*, si localisée aujourd'hui dans la Chine subtropicale s'étendait considérablement en longitude et en latitude, puisque des fossiles tertiaires montrent sa présence en Alaska, aux U. S. A., au Groenland, au Spitzberg (jusqu'au 80°), en Sibérie, en Chine et au Japon. Les *Taxodium* se répandent dans l'Alaska, dans l'Ouest des U. S. A. et en Europe. *Glyptostrobus*, genre subtropical du Sud de la Chine, de même voit son aire considérablement étendue jusqu'à l'Alaska, l'Ouest des U. S. A., l'Europe, la Sibérie, le Japon et le Nord de la Chine. *Sciadophytes* du Sud du Japon avait une aire beaucoup plus septentrionale étalée sur le Groenland et le Spitzberg au secondaire, sur l'Europe au tertiaire etc...

8. Ce qui est encore plus frappant peut-être c'est que *des genres aujourd'hui nettement tropicaux ou subtropicaux avaient des aires tertiaires dans la zone actuellement tempérée ou même froide.* A côté des cas déjà cités de *Glyptostrobus*, *Taxodium*, *Metasequoia*, il faut ajouter : *Cunninghamia*, de la Chine tropicale et subtropicale répandu en Europe, au Japon et dans l'Ouest des U. S. A.; *Taiwania* du Sud de la Chine reconnu au Japon, en Ukraine et au Spitzberg; *Keteleeria* du Sud de la Chine s'est avancé en Europe et dans l'Ouest des U. S. A.; *Cathaya* du Sud de la Chine en Sibérie; *Pseudolarix* de la Chine à l'Europe, au Spitzberg, en Sibérie et dans le Nord des U. S. A.; *Cephalotaxus* et *Amentotaxus* de la Chine méridionale s'élevèrent aussi jusqu'en Europe et dans l'Ouest des U. S. A.

La présence de genres actuellement de la zone tempérée chaude qui s'étendaient autrefois dans le subarctique est particulièrement étonnante : *Sequoia*, *Sequoiadendron*, *Metasequoia*, *Taxodium*, *Sciodopitys*.

9. Les reconnaissances paléontologiques dans l'hémisphère austral sont-elles moins nombreuses que dans l'hémisphère boréal? C'est un fait que le nombre des genres qui y ont complètement disparu est beaucoup moins élevé que dans l'hémisphère boréal. R. Florin n'indique que 4 genres disparus complètement.

Parmi les genres actuels (au nombre de 22), la moitié seulement ont

Source : MNHN, Paris

été trouvés à l'état fossile, la plupart à l'intérieur de leurs aires présentes de distribution, généralement en Australie et Nouvelle Zélande. Certains s'étendirent cependant jusqu'en Patagonie et l'Antarctique : *Acmopyle* (depuis la Nouvelle Calédonie), *Athrotaxis* (depuis la Tasmanie jusqu'en Patagonie). L'impression se dégage d'une stabilité qui n'est pas constatée d'une façon générale dans l'hémisphère Nord.

10. On trouve donc aussi dans la comparaison des aires actuelles et tertiaires de certains genres d'indéniables arguments en faveur de la « tropicalisation » du Nord-atlantique à certaines époques du tertiaire. S'opposent-ils à ceux qui feraient plutôt penser à une certaine permanence des aires et donc des conditions climatologiques qui y régnaient? Il y a une contradiction — dont il faudrait sortir — entre la présence au tertiaire en Europe et dans le subarctique de genres que nous considérons, les uns comme représentatifs d'une zone tempérée, voire froide, et d'autres adaptés encore aujourd'hui à des zones tropicales, subtropicales, ou tempérées chaudes : *Larix*, *Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Juniperus* par exemple d'une part, *Pseudolarix*, *Metasequoia*, *Taiwania* d'autre part, etc... La contradiction n'est peut-être que superficielle. D'une part ces genres ont pu apparaître dans les mêmes zones latitudinales dans des temps très différents qui s'échelonnent dans les 60 millions d'années de l'ère cénozoïque. D'autre part dans quelle mesure l'hypothèse de la permanence de la thermo-écologie des genres doit-elle être admise? A en juger d'après la grande plasticité écologique à l'intérieur de certains genres actuels, *Pinus* par exemple, cette hypothèse doit être interprétée avec souplesse. Enfin il faut toujours tenir compte de l'inconnue de l'orographie aux temps passés; des fossiles d'espèces de terres froides d'altitude élevée et de terres chaudes et basses pourraient se trouver en mélange dans des pays anciennement soumis à des climats subtropicaux par exemple. Cependant on ne peut manquer d'être impressionné après cette analyse comparative de la distribution des conifères dans le passé et le présent par l'idée de grands changements intervenus durant l'époque tertiaire dans la répartition des climats dans l'hémisphère boréal *bien avant ceux consécutifs aux calastrophes glaciaires du pléistocène.*

11. La *zone équatoriale entre les 20° N. et S. est non seulement aujourd'hui presque vide de conifères, mais* FLORIN *y marque très peu de gisements fossiles.* J'ai relevé : au Congo au permien supérieur, le genre disparu *Walkomiella;* au Tanganika et dans le Nord de Madagascar, au trias le genre disparu *Voltziopsis;* au Vietnam, du trias supérieur au jurassique inférieur, le genre disparu *Cycadocarpidium* très répandu à la même époque sur toute l'Asie, l'Europe et le Groenland; au jurassique des *Araucaria* dans l'Inde. Peut-être ce hiatus est-il dû en grande partie à une insuffisance des recherches paléontologiques en pays tropical, sinon il faudrait rapprocher ce fait paléontologique de celui que nous constatons aujourd'hui de l'absence habituelle de conifères dans la zone équatoriale actuelle, c'est-à-dire qu'il y aurait là un argument prouvant

Source : MNHN, Paris

la permanence d'un climat tropical du type équatorial dans cette zone équatoriale d'aujourd'hui qui pourrait donc être présenté à l'encontre des théories mobilistes sur le déplacement des continents et de l'axe des pôles, du moins depuis le commencement de l'ère cénozoïque. Mais en réalité, R. Florin ne signale aucun fossile tertiaire de conifère dans une zone bien plus vaste encore allant, en Amérique du Nord du Mexique au Nord de l'Argentine et en Afrique depuis l'Afrique du Nord jusqu'au Sud du Congo ex-belge, c'est-à-dire dans une aire considérable où l'anneau équatorial aurait pu osciller largement en latitude. L'argument auquel nous faisions allusion ci-dessus n'est ainsi pas décisif.

12. Il reste inexpliquée cette division bihémisphérique des conifères, dont les deux groupements génériques nord et sud sont pratiquement séparés par la bande équatoriale de végétation feuillue infranchissable aux conifères sauf par la voie de chaînes de montagnes transversales élevées, et où quelques espèces aujourd'hui prisonnières se maintiennent et se défendent encore, mais sans évasion possible.

Une voie pourrait s'ouvrir aux hypothèses. Rapprochons ces constatations que nous avons faites :

1° Un grand nombre des 58 genres de conifères actuels ont une thermo-écologie qui les rend aptes à exister dans les régions chaudes, tropicales, subtropicales et tempérées chaudes, et même pour certaines espèces à y coloniser aisément les espaces découverts.

2° Si leur occupation de ces régions est ou relativement ou très restreinte, c'est en raison de la concurrence des forêts feuillues, surtout des forêts denses tropicales humides basses et moyennes altitudes.

Nous pouvons donc admettre qu'avant le développement général des angiospermes à l'ère cénozoïque, les conifères et Taxacées occupaient la zone tropicale, et que c'est depuis cette prolifération des espèces feuillues que leur élimination a lentement commencé, c'est-à-dire qu'une bande de formations forestières tropicales dont la flore est à l'origine de la flore tropicale actuelle s'est constituée au tertiaire et peut être déjà dès le crétacé, séparant ainsi définitivement un groupe boréal de conifères d'un autre groupe austral. Cet isolement fut renforcé par les bandes de déserts qui ont toujours ceinturé la terre vers des latitudes de 30°, à l'Ouest et au centre des continents.

13. Si ces hypothèses rendent compte de la fission des conifères au tertiaire en deux groupes bihémisphériques, elles n'expliquent pas pourquoi ces deux groupes systématiques n'ont aucune part commune à l'échelle générique, car si on admet que l'isolement depuis le tertiaire pourrait être la cause d'une ségrégation en 2 groupes distincts, il est surprenant que celle-ci soit aussi totale, aucun genre n'étant commun. Quant aux dépassements trans-équatoriaux constatés de certains genres ils sont limités et explicables par des progressions le long des hautes chaînes de montagne traversant la zone équatoriale.

L'hypothèse de la fixité de la position de l'actuelle bande équato-

Source : MNHN, Paris

riale depuis le début du mésozoïque permet mal de concevoir comment des genres de conifères formés à l'origine dans cette zone de vie intense et favorable au développement phylogénétique [1], auraient pu en vertu d'une discrimination inexplicable, les uns migrer vers le nord, les autres vers le sud, ou dans le cas d'une dispersion en éventail d'un genre vers les 2 hémisphères, qu'aucun d'eux n'ait donné par la suite naissance à deux rameaux taxonomiques qui auraient évolué parallèlement dans chacun de ces deux hémisphéres. Il faut convenir que l'hypothèse du déplacement de l'anneau équatorial apporte une meilleure compréhension, puisque dans une action de « balayage » durant le crétacé, largement étalée à la surface du globe terrestre au travers des deux hémisphéres actuels, une *dispersion dans le temps et l'espace* des taxa formés pourrait se concevoir constituant l' « opération » initiale dont la séparation taxonomique actuelle en deux groupements serait la résultante.

Si nous devions manifester dès à présent une opinion, nos préférences — suivant des idées déjà exprimées par certains paléo-physiciens — iraient vers l'hypothèse de l'existence, depuis le permo-carbonifère et les débuts du mésozoïque, d'une large bande tropicale s'étendant et se déplaçant sur l'est et le sud de l'Amérique du Nord, le nord de l'Amérique du Sud, l'Europe et l'Afrique, partiellement le Sud-est asiatique et l'Australie, c'est-à-dire couvrant de grandes zones continentales dans les deux hémisphéres. On aperçoit là l'amorce possible de la différenciation entre genres d'un groupe boréal futur, dont le centre d'évolution serait l'Amérique du Nord, l'Europe, le Nord de l'Afrique et l'Asie du Sud-est, et genres d'un groupe austral, formé en Amérique du Sud, en Australie et Nouvelle Zélande. Le développement des angiospermes tropicales durant l'ère tertiaire, associé à des déplacements de la bande équatoriale la rapprochant de sa position actuelle, aurait alors — comme nous l'avons dit plus haut — amené la séparation physique des deux groupes.

Les deux croquis ci-contre, établis simplement pour faciliter la compréhension de l'hypothèse, indiquent les positions possibles de la

1. Nous optons donc parmi les différentes théories sur le centre d'origine des flores actuelles pour celle qui considére que ce centre se situerait dans la zone tropicale, voire équatoriale.

Rappelons que les opinions sur ce problème ont été extrêmement partagées et discutées (d'après R. Florin).

— Centre arctique et migrations radiales vers le sud : Herr (1868), Wulff (1943).

— Centre d'origine antarctique et migration du sud vers le nord : Hemsley (1885), Copeland (1939 et 1947), Croizat (1952), Boughey (1961).

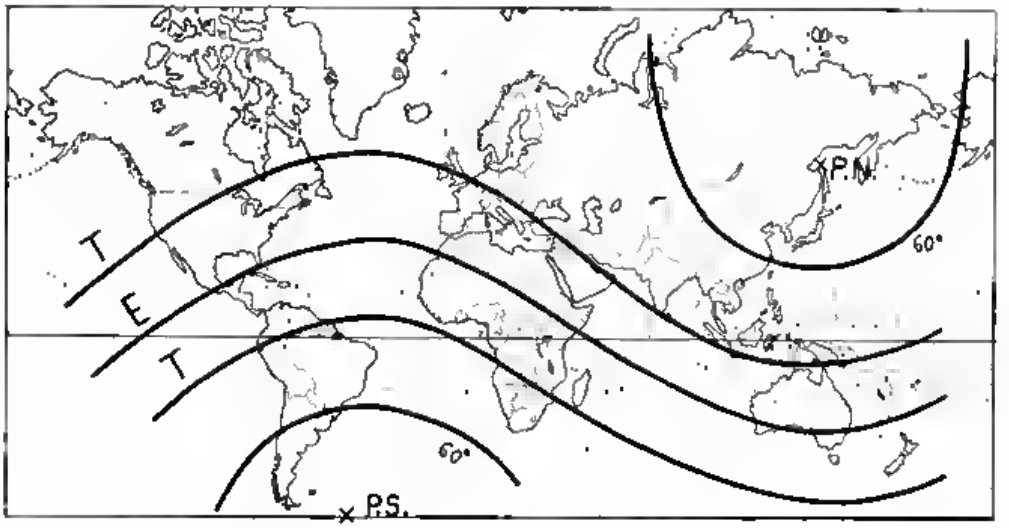
— Deux centres, un arctique, l'autre antarctique : Engler (1926), Seward (1941).

— Centre des conifères dans la zone tempérée de l'hémisphère nord, avec migration vers l'Arctique et l'Antarctique : Studt (1926), Scharfetter (1959), Simroth (1914).

— Origine des Conifères et Taxacées sous les climats subtropicaux et tempérés chauds des moyennes latitudes de l'hémisphère nord (Florin 1940-1963).

— Origine tropicale : Axelrod's (1952-59-60-61), pour les Angiospermes), Van Steenis (1962), Scott, Barghoorn, Leopold (1960, pour les Conifères).

Source : MNHN, Paris



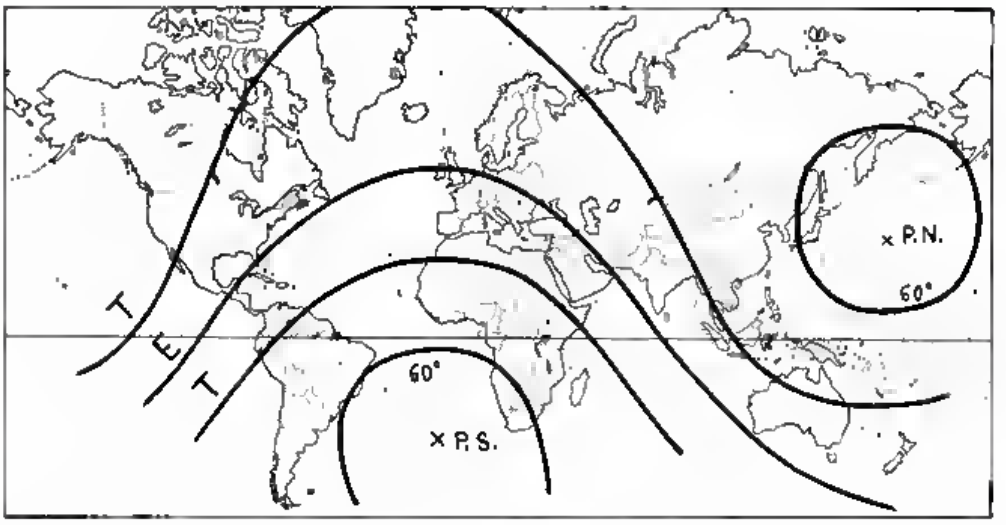


Fig. 1. — Hypothèse un peu différente de la position des pôles au début de l'ère mésozoïque, d'après Opdyke et Runcorn (1959). Pôle Sud : 41° long. W, 55° lat. S. Pôle Nord : 139° long. W, 55° lat. N.

Fig. 2. — Hypothèse de la position du pôle Sud dans l'océan Sud-Atlantique à la période permo-carbonifère des glaciations de l'Afrique australe et de l'Amérique du Sud. Tracé approximatif de l'Équateur et des tropiques. La zone intertropicale couvre le nord de l'Amérique du Sud, l'Amérique centrale et les Antilles, l'est des U. S. A. et du Canada, le Groenland, l'Europe, l'Afrique du Nord, l'Inde, une partie de la Malaisie, l'Australie et la Nouvelle-Zélande. Un groupe austral des conifères se développe aux deux extrémités de la bande intertropicale (Amérique du Sud — Australie Nouvelle-Zélande); un groupe boréal se constitue en Amérique du Nord, Europe et Asie : Position hypothétique du pôle Sud : 10° long. W, 35° lat. S. Pôle Nord : 170° long. E, 35° lat. N.

Ces croquis paléoclimatologiques ne sont donnés que d'une façon indicative pour faciliter la compréhension des théories exposées. En particulier en vue d'éviter d'entrer dans des considérations qui ne seraient pas à leur place dans le cadre d'un article de cette revue, les positionss indiquées des tropiques ne tiennent pas compte des changements de l'obliquité de l'écliptique qui interviennent dans le cas de déplacements absolus des pôles.

Source : MNHN, Paris

bande intertropicale dans l'hypothèse d'un pôle Sud permo-carbonifère et du mésozoïque inférieur placé dans l'Atlantique sud.

Une telle hypothèse pourrait mettre d'accord la plupart des auteurs ayant exposé des idées sur les centres d'origine des conifères.

Une dernière phase de l'évolution phylogénétique des conifères aboutirait à la différenciation de certains taxa par adaptation thermo écologique aux zones tempérées et froides.

Nous ne disconviendrons pas que de semblables hypothèses sur la phylogénèse et la répartition des conifères depuis le secondaire sont très aventurées. Il ne peut en être autrement. Leur distribution actuelle à la surface de la terre et ce que l'on sait de faits anciens de répartition posent des problèmes connexes dont les solutions sont certes mystérieuses, mais elles se sont déroulées suivant des voies et des mécanismes qui étant naturels et obéissant à des lois n'échappent pas complètement à l'esprit humain. Il est donc tentant d'entreprendre ces reconstitutions du monde disparu, si grandement hypothétiques soient-elles. R. Florin en nous apportant une masse considérable de faits contrôlés actuels et paléontologiques nous a donné un document de tout premier ordre qui est un modèle pour tous les phytogéographes qui devraient s'en inspirer pour la rédaction de monographies exhaustives portant sur des taxa supérieurs.

Source : MNHN, Paris

PROBLÈMES DE LA MANGROVE D'HIER ET D'AUJOURD'HUI

par A. Aubréville

Quiconque s'est tant soit peu intéressé à la végétation tropicale est familiarisé avec ce terme de « mangrove », employé dans toutes les langues européennes. Il désigne ces curieuses formations forestières littorales de toutes les mers tropicales qui bordent les côtes, envahissent les estuaires et les deltas des grands fleuves, partout où l'eau est salée ou encore saumâtre et où s'étendent des bancs de vase. Ce sont des forêts exposées au flux et reflux de la marée et parfois même à la houle sur un front de mer. Elles sont des plus étranges par leur physionomie, leur physiologie et — ce n'est pas étonnant — par une composition floristique très spéciale. Tout le monde connaît les palétuviers : *Rhizophora* portés par des arceaux enchevêtrés de racines aériennes, *Avicennia* aux racines portant des brosses de pneumatophores émergeant de l'eau à marée basse; et entre toutes autres curiosités : racines à arceaux, à appendices genouillés. Espèces presque toutes vivipares, les graines germent dans les fruits sur l'arbre, avant qu'ils ne se détachent et ne soient alors emportés par les courants puis déposés sur des plages vaseuses, à moins qu'ils ne se fichent directement dans la vase. Ce sont souvent des forêts d'aspect régulier avec une essence dominante, *Rhizophora*, *Bruguiera*, *Avicennia*, etc. avec en mélange un petit nombre d'autres espèces spécialisées.

Elles posent aux écologistes, aux physiologistes et aux phytogéographes de nombreux problèmes. Ces derniers ne manquent pas de faire quelques remarques au point de vue chorologique. Mr. C. G. G. J. van Steenis y a consacré récemment une note « The Distribution of the Mangrove Genera and their Palaoegeographical Implication [1] », et il a encore développé ses conclusions dans « The land-bridge theory in botany [2] ». Lorsque l'on compare la composition de la mangrove, de l'océan Indien et du Pacifique ouest avec celle de l'océan Atlantique on constate que la première qui suit les côtes de l'Afrique orientale, de l'Asie du Sud-Est et de l'Océanie est floristiquement distincte de la seconde et beaucoup plus riche en genres et espèces. La mangrove de l'océan Atlantique est par ailleurs la même — ou presque — sur les côtes africaines occidentales, et, vis-à-vis, sur les côtes américaines. Dénombrant exclusivement les espèces appartenant à des genres n'existant que dans la mangrove, en laissant de côté les genres qui peuvent avoir à la fois des représentants dans la mangrove et dans les forêts de terre ferme,

1. Proc. Kon. Ak. Wet. A'dam ser. C, **65** : 164-169 (1962).
2. Blumea **11**, 2 ; 235-542 (1962).

Source : MNHN, Paris

VAN STEENIS indique 45 espèces environ pour la mangrove de l'océan Indien (y compris l'Afrique orientale) et de l'W. Pacifique, 10 seulement dans la mangrove atlantique américaine et 7 dans la mangrove atlantique africaine. Curieusement quelques-unes des espèces de l'océan Atlantique se retrouvent sur la côte pacifique américaine.

Cette disproportion est frappante et on conçoit qu'on ait essayé de l'expliquer. On constate immédiatement qu'il n'y a actuellement aucune communication possible entre la flore de la mangrove de l'océan Indien et celle de l'océan Atlantique, puisque les deux passages possibles, la Méditerranée et le cap de Bonne-Espérance sont hors de la zone tropicale, dont les espèces de mangrove ne peuvent s'éloigner [1]. Mais dans le passé, en fut-il de même? Il est évident qu'à l'ère cénozoïque, la mangrove du golfe des Caraïbes put, de proche en proche, par la large coupure de l'isthme de Panama ouverte durant la plus grande partie de l'époque tertiaire, s'installer sur la côte pacifique de l'Amérique là où la nature et le climat côtier le permettaient, et elle y est restée. Si l'on veut bien admettre qu'à cette époque les eaux de la Téthys (la Méditerranée tertiaire) ou celles de l'extrémité sud de l'Afrique étaient tropicales, le problème serait résolu, le passage au nord ou au sud de l'Afrique étant ouvert aux palétuviers, encore que la question resterait posée de la grande différence constatée dans la richesse floristique des deux mangroves.

VAN STEENIS ne croit pas qu'aux latitudes de la Méditerranée et de l'Europe occidentale régnait au tertiaire un climat tropical. Il pose comme principe que le climat n'y a pas sensiblement changé depuis les temps cénozoïques, qu'il était donc tempéré ou tempéré chaud. Les documents paléontologiques ne semblent pas lui donner raison, et tout particulièrement ceux étudiés par REID et CHANDLER (1933) puis CHANDLER (1952), dans la flore des argiles éocènes de Londres. Ces auteurs conclurent que cette flore marquait la limite septentrionale extrême d'une flore tropicale, dont les bois fossiles découverts dans les argiles de Londres furent dispersés dans une rivière se jetant dans la mer des argiles de Londres laquelle communiquait, avec l'Océan au nord, et au sud avec la mer chaude nummulitique (ou Téthys, ou Mésogée). De fait — je cite d'après VAN STEENIS — les fossiles reconnus appartiennent à 6 familles exclusivement tropicales, Nypacées, Burséracées, Icacinacées, Flacourtiacées, Sapotacées, soit 11 % et à 14 autres familles aujourd'hui largement tropicales, Palmacées, Olacacées, Ménispermées, Annonacées, Lauracées, Méliacées, Anacardiacées, Sapindacées, Sabiacées, Elaeocar-

1. La mangrove et ses espèces caractéristiques sont d'excellents témoins de la présence ancienne de flores tropicales, car elles ne quittent jamais la zone tropicale. Actuellement par exemple en Amérique du Sud, sur la côte Atlantique la mangrove ne dépasse pas 28° 20′ lat. S.; sur la côte Pacifique 3° 48′ lat. S. seulement en raison de l'existence des courants marins froids qui suivent la côte du sud au nord. Dans l'ouest de l'océan Pacifique, la stations la plus septentrionale se situe vers le 32° lat. N. à la pointe sud de l'île Kyushyu, la plus méridionale du Japon. Dans l'hémisphère sud la station la plus méridionale se trouve vers 40° lat. S. dans le nord de la Nouvelle-Zélande.

Source : MNHN, Paris

pacées, Sterculiacées, Dilléniacées, Myrsinacées et Apocynacées, soit 32 %.

La présence de ces nombreux éléments d'une flore indo-malaise n'emporte cependant pas la conviction de VAN STEENIS. L'existence parmi eux de fruits d'un palmier du genre *Nipa*, qui est cependant un genre exclusif et typique de la mangrove indo-malaise va curieusement lui fournir un argument contre la nature tropicale de la « London Clay. Flora », c'est-à-dire contre l'existence d'une mangrove éocène dans le sud de l'Angleterre. Cet authentique et abondant genre de la mangrove a aujourd'hui une aire indo-malaise relativement limitée englobant les côtes du Pakistan oriental au Cambodge, et celles des îles malaises (Sumatra, Java, Bornéo, Célèbes)[1]. Le fruit flotte aisément et le transport par les courants marins se comprend. Pour VAN STEENIS le *Nipa* des argiles de Londres est allochtone, le fruit a été entraîné jusqu'en Europe par les courants de la Téthys; les fossiles découverts ne sont pas dus à un dépôt autochtone d'une mangrove en place. Je ne suis pas qualifié pour suivre l'auteur dans son argument d'appréciation paléontologique, mais il raisonne ensuite ainsi. Si la mangrove indo-malaise s'était étendue à l'Europe occidentale, les *Nipa* et autres espèces continuant leur progression vers l'ouest, auraient également envahi les bords de l'océan Atlantique et on devrait alors constater l'identité entre la composition des deux mangroves, atlantique et indienne, or on observe le fait contraire, comme nous en avons fait la remarque préliminaire.

L'expansion des espèces ne se fait pas toujours d'après la logique. Il est bien connu que très souvent elles n'occupent pas toute l'aire qu'écologiquement elles pourraient habiter. Des causes difficilement connaissables, surtout si l'on raisonne dans le passé, s'y opposent. Le cas de l'actuel *Nipa* indo-malais en fournirait une bonne preuve, puisqu'en dépit de son grand pouvoir de dissémination par les courants marins côtiers sa distribution est relativement restreinte dans les eaux indo-pacifiques. En Afrique éocène on pourrait trouver une explication dans l'existence de côtes au climat désertique correspondant au désert maritime actuel qui s'étend du sud du Maroc au Sénégal. Il est très vraisemblable qu'au tertiaire, au sud d'une Téthys tropicale et humide devaient s'étendre des zones désertiques.

Une mangrove à *Nipa* dans les argiles de Londres n'est pas surprenante si l'on note que des fossiles de *Nipa* ont été également trouvés dans le nord de l'Égypte toujours sur les bords de la Téthys. CHANDLER a reconnu en 1951 dans la même formation géologique de Londres des hypocotyles pétrifiés de mangrove. D'autres faits qui paraissent ignorés de VAN STEENIS rendent encore plus vraisemblable l'existence de cette mangrove à la latitude de Londres. Des Nipatites (*Nipa*?) ont été trouvés au Sénégal, et des fossiles de *Nipa* au Texas[2]. Si les déterminations sont

1. *Nipa fruticans*.
2. BOUREAU. — Bull. Soc. Bot. Fr. : 241 (1953) et Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. 228, 6 . 559 (1956).

Source : MNHN, Paris

certaines, *Nipa* aurait donc aussi traversé l'Atlantique. Pourquoi donc ne s'y trouve-t-il plus aujourd'hui, non plus que d'autres espèces de la mangrove indo-malaise? Pourquoi la mangrove de l'océan Atlantique est-elle demeurée floristiquement pauvre? Toutes questions qui restent sans réponse, comme la plupart de celles que l'on peut poser à propos de la distribution des espèces végétales.

Van Steenis a donné deux explications. L'une est plutôt une simple suggestion relative à l'extraordinaire flore tropicale trouvée dans les argiles de Londres : « a local caprice of deposition of debris sorted in that way by the surface and underwater currents ». L'autre voudrait expliquer la mangrove atlantique par des migrations d'espèces indo-malaises pionnières de mangrove à travers l'océan Pacifique puis par la trouée de Panama jusqu'aux côtes africaines.

Nous lui ferons une objection. L'auteur pour expliquer les nombreuses disjonctions de taxa tropicaux transpacifiques a montré la nécessité de l'existence du jurassique au crétacé moyen d'un pont transpacifique joignant l'Océanie et l'Australie à l'Amérique du Sud, d'abord continu puis ensuite discontinu et insulaire dans l'est du Pacifique jusqu'au crétacé supérieur. Avec cette possibilité de communication de proche en proche, à travers le Pacifique central jusqu'au tertiaire inférieur, il peut paraître étonnant que la mangrove indo-malaise ne se soit pas étendue avec une assez grande densité d'espèces jusqu'aux îles du Pacifique et sur la côte pacifique de l'Amérique. Or d'une part la mangrove pacifique américaine est par toutes ses espèces d'origine atlantique, et d'autre part d'une façon générale la mangrove indo-pacifique ne dépasse pas à l'est les îles Carolines et la Nouvelle-Calédonie. L'océan Pacifique est ainsi curieusement dépourvu de mangrove entre ces îles et l'Amérique en dépit de l'existence des innombrables îles polynésiennes.

Il nous semble donc que les migrations de la mangrove indo-malaise se sont faites vers l'Ouest et non vers l'Est, par les rives tropicales de la Téthys jusqu'à l'océan Atlantique tertiaire.

Quant à la flore de l'Europe occidentale nous croyons que les études de Reid et Chandler démontrent bien son caractère tropical à l'éocène. Cependant dans toute la documentation paléobotanique relative à cette époque et à l'Europe, on relève des contradictions. On ne peut manquer d'être étonné lorsque dans les relevés des gîtes fossiles tertiaires on lit des noms de genres subtropicaux et tropicaux à côté de genres manifestement représentatifs de flores tempérées. Au point de vue écologique, ces voisinages paraissent incohérents et parfois même absurdes. Van Steenis cite d'après des analyses palynologiques faites dans la flore des argiles de Londres un spectre incroyable où voisinent des familles tempérées (Bétulacées, Conifères), tropicales certaines (Sapotacées, Palmacées), et d'autres typiquement australes (Restionacées, Protéacées, *Nothofagus*). Des auteurs signalent à l'éocène : au pied des Pyrénées des Myrtacées et Protéacées; dans les gypses de Paris, des chênes, *Pillosporum*, *Mangifera*, *Mimusops*, etc., dans les îles Sheppey en Angleterre, des *Quercus*, noyers, *Eucalyptus*, *Liquidambar*, *Musa*, etc.

Source : MNHN, Paris

Cela ne choque peut-être pas un botaniste systématicien pur, qui n'aurait pas été formé au raisonnement écologique et serait peu sensible aux considérations phytogéographiques. Quant à ceux des botanistes qui essaient de comprendre la distribution des plantes, que peuvent-ils penser?

Beaucoup de déterminations sont probablement fausses ou douteuses et il serait sans doute opportun de les revoir avec un nouvel esprit plus critique et avec le secours d'une documentation devenue plus étendue aujourd'hui qu'autrefois. Je songe en particulier aux anciennes identifications faites d'après l'anatomie de bois et de pollens fossiles alors que la flore tropicale était mal connue. Tous les systématiciens de métier, ont été étonnés — et VAN STEENIS en fait aussi la remarque — de l'aisance avec laquelle certaines empreintes de feuilles et de fruits sont identifiées par les paléontologistes, alors qu'eux-mêmes en présence de spécimens d'herbier médiocres ou stériles doivent souvent se déclarer incapables de les déterminer même aux échelons supérieurs de la famille et du genre.

Mais ceux des phytogéographes qui ont un peu parcouru et regardé avec attention le monde tropical, savent aussi que de curieux voisinages peuvent être constatés, entre espèces réputées représentatives de la flore tempérée par exemple habitant les montagnes et espèces tropicales ou subtropicales vivant dans les plaines sous-jacentes. Le climat local, les courants marins près des côtes amènent aussi des rapprochements curieux. En Floride, contrée plate tempérée chaude, une flore tempérée chaude habite le cœur de la péninsule avec des chênes et des pins. Mais sur la côte on voit des peuplements de palmiers Sabal; en sous-bois dans les forêts de pins un petit palmier est très abondant et à la pointe sud même la flore tropicale est dominante, avec des *Taxodium* dans une mangrove. On compte au total dans le sud-est des U. S. A. et particulièrement en Floride environ 45 genres d'arbres et arbustes d'affinités tropicales soit quelque 130 espèces [1].

Évidemment des mélanges de flores tropicales ou subtropicales aujourd'hui les unes typiquement holarctiques, les autres australes sont encore plus extraordinaires. Ils ne sont pas pour autant invraisemblables à priori car il y eut tant de bouleversements sur la terre dans sa configuration et ses climats que l'inexplicable peut être vrai. On doit subordonner son étonnement et son raisonnement aux faits. Encore faut-il que ceux-ci soient bien établis.

1. J. KUNKEL SMALL. — Manual of the Southeastern Flora. Coastal Plain (1933).

Source : MNHN, Paris

LES CHANGEMENTS DE CLIMATS DEPUIS L'ÈRE PALÉOZOÏQUE

par A. Aubréville

Les preuves abondent de changements de climats intervenus sur la Terre au cours des temps géologiques. Des régions qui connaissent aujourd'hui des climats tempérés ou froids eurent à certaines époques des climats chauds, et réciproquement tandis que déserts et zones humides se succédèrent. C'est pourquoi on découvre dans des régions subpolaires ou tempérées des flores fossiles chaudes, que des gisements de houille ont été trouvés au Groenland et, dans l'Antarctique, à une dizaine de degrés du pôle sud; que dans la zone tempérée existent des dépôts sédimentaires (bauxites, grés éoliens) parfois sur des épaisseurs considérables indiquant évidemment l'ancienne présence de milieux chauds ou arides; que des récifs coralliens s'étendirent vers le nord loin de leurs limites actuelles; que dans la zone équatoriale on peut rencontrer des couches de sel sur plusieurs centaines de mètres de profondeur (côtes du Gabon) accumulées dans une période d'intense évaporation de lagunes, ou, non loin de là des tillites au Mayumbé, témoins d'époques glaciaires; que des bois silicifiés attestent l'existence de forêts là où il n'y a plus que déserts (Sahara notamment); que des traces d'une immense glaciation permo-carbonifère sont relevées au Brésil, en Afrique du Sud, dans l'Inde et en Australie, et que nous observons dans nos régions les marques évidentes des glaciations quaternaires.

De toute cette masse de faits il est résulté nombre de théories contradictoires sur les climats du passé. Elles ne peuvent laisser indifférents les botanistes puisque l'histoire des flores est intimement liée à celle des climats.

Une certaine conception paléoclimatique, souvent exprimée dans les traités de géologie, doit être définitivement écartée. Selon elle, la Terre aurait été uniformément chaude aux époques où se sont déposés ces « évaporites » et ces fossiles de flores chaudes dans des régions polaires ou subpolaires. Il est plus vraisemblable qu'à toute époque de l'histoire de la Terre il y eut simultanément des régions chaudes et froides, des déserts et des régions très humides, dont la répartition zonale était comme aujourd'hui, d'abord sous la dépendance du gradient thermique latitudinal pôle-équateur, puis de la distribution momentanée des terres et des mers et de l'orographie des continents. Ce gradient thermique méridien est l'effet du climat d'insolation des latitudes, qui résulte des lois de la géophysique. Nous en trouvons une expression mathématique dans un des récents ouvrages d'Etienne Bernard auquel nous allons nous référer souvent dans cette note : « Le caractère tropical des paléoclimats à cycles conjoints de 11 à 21 000 ans et ses causes; migration des

Source : MNHN, Paris

pôles ou dérive des continents [1] ». Le gradient de température calculé de l'équateur au pôle nord est en moyenne de 48,9° dans l'année, variant de 35,7° pour le semestre d'été à 62,1° pour le semestre d'hiver. Il a pu varier dans le passé géologique du globe pour des causes astrophysiques ou cosmiques mais proportionnellement à la constance solaire, c'est-à-dire dans une faible mesure. Les astro-physiciens semblent admettre que cette dernière fut plus élevée qu'aujourd'hui durant les ères mésozoïque et cénozoïque, mais l'écart n'est pas tel qu'il en résultât un paléoclimat chaud aux hautes latitudes qui eût entraîné des températures si élevées dans les régions tropicales que toute vie eût été impossible.

Ces généralités s'imposent fondamentalement à toute théorie paléoclimatologique et s'opposent à des théories arbitraires avancées inconsidérément sur l'égalité des climats de la Terre à certaines époques géologiques.

Nous en conclurons, d'accord avec Bernard, que les flores fossiles découvertes dans les régions polaires n'ont pu écologiquement exister qu'à des latitudes subtropicales ou tropicales, et qu'elles fournissent le meilleur argument en faveur de la théorie des variations de latitude qui furent la cause des fluctuations des paléoclimats.

Bernard apporte une contribution personnelle à cette théorie de la mobilité des paléoclimats par son originale interprétation de la formation des argiles à varves déposées dans des estuaires marins au dévonien supérieur et au carbonifère inférieur de Thuringe en Allemagne. Ces varves sont les unes à double feuillet, les autres à quatre feuillets. Korn qui les a étudiées [2] en avait tiré en 1926 la conclusion qu'au carbonifère inférieur, l'Europe moyenne devait jouir d'un régime pluviométrique doublement périodique avec deux saisons des pluies, et que par conséquent les dépôts de varves quadrifeuilletés n'avaient pu se produire qu'en climat équatorial. Bernard y ajoute un argument en insistant sur l'alternance de couches à varves bifeuilletées qui indiquent un climat à deux saisons et de couches à varves quadrifeuilletées, indice d'un régime pluviométrique à double période. Cette alternance s'observe en Thuringe sur trois cycles ayant une durée moyenne de 21 000 ans, au sein de couches ayant 30 à 100 m d'épaisseur. Bernard y voit une conséquence de sa théorie, sur laquelle nous reviendrons, du balancement cyclique de l'équateur calorifique de part et d'autre de l'équateur géographique entre 11° lat. N. et 11° lat. S. avec une période moyenne de 21 000 ans ce qui, en chaque lieu proche de l'équateur, entraîne un cycle de régime de pluies équatorial à deux saisons de pluies suivi d'un régime tropical à une saison de pluies. D'où pour Bernard une confirmation de la conclusion déjà formulée par Korn que la Thuringe occupait il y a environ 320 millions d'années une latitude équatoriale ou subéquatoriale.

Un second principe important de paléo-climatologie qui semble admis aujourd'hui est celui de la permanence des lois générales de la

1. Bernard, E. — Mém. de l'Ac. Roy. des Sc. O. M. **13**, 6 : 1-59 (1962) Bruxelles.
2. Cité d'après Bernard lc. p. 15.

Source : MNHN, Paris

circulation atmosphérique dans le passé. Elles sont un effet du climat d'insolation des latitudes et de la rotation de la Terre. Elles se sont toujours manifestées par de basses pressions équatoriales, des vents alizés orientés N.E.-S.W. dans l'hémisphère nord, S.E.-N.W. dans l'hémisphère sud à l'intérieur de la zone intertropicale, des pressions atmosphériques élevées vers les 30-35° latitude, une zone de vents d'ouest entre les 35° et 60°, des pressions basses subpolaires vers les 65°, des vents polaires d'Est entre 65° et 70° et au pôle de hautes pressions entre 80°-90°.

Du régime thermique conjoint au régime des vents et conjugué à celui des courants marins, il a toujours résulté une zone équatoriale très humide et pluvieuse et des déserts dans la zone des hautes pressions subtropicales. On peut ajouter que des moussons se sont toujours manifestées dans les aires continentales de la zone intertropicale.

Ces principes trouvent une application dans la présence des dépôts éoliens de grès observés dans des régions situées aujourd'hui dans des latitudes moyennes et étudiées par Opdyke et Runcorn [1] en Angleterre, et aux U.S.A. au Wyoming, au Nord-Est de l'Utah et au Nord-Ouest du Colorado. De l'examen de leur stratigraphie ils apparaissent être l'effet de vents alizés dominants du Nord-Est; or ces contrées sont aujourd'hui dans la zone des vents du Sud-Ouest, dans une direction donc opposée à celle des vents qui soufflaient à l'époque de la formation des dunes. On peut en conclure que le changement d'orientation de ces vents dominants est dû à une fluctuation des latitudes, c'est-à-dire que les régions de ces grès éoliens étaient alors dans la zone subtropicale des alizés à la fin de l'ère paléozoïque.

Les récentes théories et mesures du paléomagnétisme apportent de nouveaux arguments à l'idée de vastes fluctuations climatiques survenues sur le Globe du paléozoïque au tertiaire, puisqu'elles prétendent retrouver les positions des pôles par rapport aux continents aux différents âges, ce qui implique évidemment des changements de climats accompagnant les migrations (relatives ou réelles) des pôles.

Tous les géologues, paléoclimatologues, paléogéographes ne sont pas encore d'accord sur ces conceptions. On est en présence d'une telle masse de faits, parfois contradictoires au moins en apparence, faits touchant à des disciplines différentes, qu'on peut comprendre qu'il y ait une divergence des opinions, d'autant plus que des doutes sont parfois émis sur la réalité des faits et sur leur signification. Il est évident que si l'on nie l'existence d'une flore tropicale ou subtropicale ou simplement chaude dans les régions polaires de la fin du paléozoïque au mésozoïque, on supprime un des plus importants arguments en faveur des fluctuations

1. Opdyke, N. D. et Runcorn, S. K. — Le paléomagnétisme et les directions des vents aux epoques anciennes. Endeavour, **28**, 69 : 26-34 (1959). — Wind direction in the Western United States in the late Paleozoic. Bull. of the Geol. Soc. of America **71**, 7 : 959-972 (1960).

Opdyke. — The impact of Paleomagnetism on Paleoclimatic Studies. **3**, 6 A (1959).

Source : MNHN, Paris

climatiques. En refusant de considérer les traces de glaciations dans l'hémisphère austral au permo-carbonifère comme des témoins d'un vaste inlandsis, mais comme de simples marques de glaciers de hautes montagnes, on peut persister à croire à la permanence des actuelles conditions climatiques dans cet hémisphère, etc...

Van Steenis qui s'est montré dans son étude magistrale « The land-bridge theory in botany »[1] un partisan de la quasi-permanence des continents et des zones latitudinales climatiques actuelles — ne faisant une exception notable que pour une perturbation climatique au quaternaire liée aux périodes glaciaires — a consacré un chapitre à une analyse critique des opinions exprimées sur une extension dans l'Arctique du climat tropical ou subtropical au mésozoïque et au tertiaire. Certaines vues très nuancées reflètent souvent des hésitations de la part des auteurs. Ils admettent en général qu'aux latitudes supérieures de l'hémisphère nord régnaient à différentes périodes du tertiaire des climats plus doux que ceux que l'on y constate actuellement, avec les flores écologiquement correspondantes, mais des incertitudes presque inévitables persistent sur le sens à donner aux climats et flores dits subtropicaux, tropicaux, tempérés chauds. Van Steenis est par exemple très sceptique sur la présence à l'éocène dans la flore des argiles de Londres d'une flore tropicale et en particulier d'une mangrove qui caractériserait sans contestation possible une flore tropicale. J'ai discuté ses arguments dans une note précédente. Ils ne m'ont pas convaincu et je m'en tiens à l'interprétation « tropicale » de Reid et Chandler. Les cartes paléobotaniques des stations fossiles de conifères au mésozoïque et au tertiaire de R. Florin[2], montrent bien la présence de cette flore de conifères jusqu'à de hautes latitudes dans l'hémisphère boréal (Groenlland, Spitzberg) et aussi une grande densité de genres à travers l'Europe et les États-Unis. Beaucoup de ces genres caractérisaient des flores chaudes, voire subtropicales. Que les climats chauds qui régnaient alors aient favorisé ensuite le développement des angiospermes tertiaires, rien n'interdit de le penser. On admet cependant qu'au tertiaire supérieur, la composition des flores européennes se rapprochait plus de celle des flores tempérées actuelles. Ce qui laisse supposer un refroidissement du climat, donc un fait en contradiction avec une permanence des zones climatiques latitudinales. Et puis les gisements de houille dans les régions polaires au permo-carbonifère emportent la conviction de la non fixité des zones climatiques car des pôles chauds sont invraisemblables si l'on tient compte des lois de la géophysique.

Le raisonnement conduit inévitablement aux conceptions mobilistes sur la divagation des pôles, ou des dérives continentales ou de combinaisons des deux auxquelles furent déjà conduits Wegener (1915)

1. Van Steenis. — The land-bridge theory in botany. Blumea **11**, 2 : 235-372 (1962).

2. R. Florin. — The Distribution of Conifer and Taxad Genera in Time and Space. Acta Horti Bergiani **20**, 4 : 312 p. Upsala (1963).

Source : MNHN, Paris

puis Wegener et Köppen (1924)[1] et de nombreux auteurs. On peut choisir mais on ne peut échapper au dilemme : migration des pôles ou dérive continentale!

Bernard dans l'ouvrage précité s'est rendu à ces raisonnements et avec des arguments mathématiques il admet comme hautement probable la réalité d'une dérive en latitude des continents depuis la fin de l'ère primaire. Les géophysiciens en général ne suivent pas parce qu'ils n'ont pas encore trouvé ni de preuves physiques indiscutables, ni de causes géophysiques certaines prouvant ou expliquant de telles migrations, ou des pôles ou des continents.

Enfin tout de même les glaciations quaternaires proches de nous montrent avec évidence qu'il peut y avoir des changements brutaux et temporaires dans les climats et leur emprise territoriale. Les géophysiciens ne sont pas d'accord sur la cause de cette catastrophe. Et cependant elle a bien existé.

Beaucoup de naturalistes surtout sensibles aux faits d'observation persistent cependant malgré l'incertitude des causes à penser que les climats ont beaucoup changé depuis le paléozoïque et que, soit parce que le réseau des méridiens et parallèles s'est déplacé avec ensemble à la surface de la Terre (cas du déplacement des pôles), soit que ce réseau ait gardé une position à peu près fixe mais que les continents flottants se soient déplacés au travers de ses mailles ou en bloc ou par fragments; les centres de froid et de chaud, d'aridité et d'humidité ont bougé sur la Terre.

1. Wegener A. — Die Enstehung der Kontinents und Oceane. Braunstein 1re éd. (1915).

Source : MNHN, Paris

LES GENTIANACÉES DE MADAGASCAR

(suite)[1]

par H. Humbert

CLÉ DES *EXACUM*

1. Sépales non ou faiblement carénés, non ou à peine bossus à la base.
  2. Feuilles sessiles.
    3. Feuilles subcordiformes à la base, ovées-lancéolées, à largeur maxima au 1/3 inférieur, atténuées de là jusqu'au sommet très aigu, médiocres (2 × 1,2 cm.), épaisses, raides, 3-5-nerves. Fleurs grandes : corolles à lobes de 2 cm. subaigus. ..... 1. *E. Millotii*.
    3'. Feuilles atténuées vers la base.
      4. Feuilles épaisses (d'environ 1,5 mm.), raides, coriaces, grandes, ovées, obtuses (0-12 × 4-8 cm.), 7-9-nerves. Plante suffrutescente robuste à tige et rameaux dressés ..... 2. *E. lokohense*.
      4'. Feuilles peu épaisses elliptiques-lancéolées, obtuses ou subaiguës (3-4,5 × 1,2-1,5 cm.), 3-5-nerves. Plante suffrutescente grêle à rameaux ± flexueux, ± lignifiés, parfois épiphyte ..... 3. *E. lichenisylvae*.
  2'. Feuilles brièvement pétiolées, membraneuses, minces, lancéolées-aiguës ou linéaires-lancéolées (1-5 × 0,2-1,2 cm.), 3-5-nerves. Fleurs petites ou médiocres : corolles à lobes (de 0,2-0,7 cm.) aigus. — Plante annuelle à tige herbacée grêle ..... 4. *E. quinquenervium*.
1'. Sépales fortement carénés.
  5. Feuilles sessiles ou subsessiles.
    6. Feuilles grandes, membraneuses, largement lancéolées-aiguës (4-14 × 3-6 cm.), 5-7-nerves. Fleurs grandes en cymes ombelliformes denses axillaires et terminales. — Plante suffrutescente; tige souvent robuste à section quadrangulaire étroitement ailée..... 5. *E. divaricatum*.
  6'. Feuilles médiocres ou petites.
    7.' Feuilles médiocres (3-5 × 1-1,5 cm.) membraneuses, lancéolées-aiguës, 5-7-nerves, semi-amplexicaules. Fleurs assez grandes en cymes terminales : corolles à lobes largement lancéolés aigus (de 1 cm.). Plante suffrutescente peu rameuse. ..... 6. *E. emirnense*.

1. Voir Adansonia, **3**, 3 : 343 (1963).

Source : MNHN, Paris

7'. Feuilles petites (2 cm. au plus) ou sublinéaires.

8. Feuilles oblongues-suborbiculaires, 3-5-nerves, très espacées, membraneuses, souples. Fleurs petites en cyme terminale compacte. Plante herbacée à tige dressée émettant des rejets grêles rampants..... ..... 7. *E. spathulatum.*

8'. Feuilles étroitement lancéolées-acuminées ou linéaires, 1-nerve.

9. Plante vivace à tige grêle faiblement lignifiée. Fleurs grandes : corolles à lobes de 2 cm.... 8. *E. marojejyense.*

9'. Plante annuelle herbacée. Fleurs *médiocres* : corolle à lobes de 0,7-0,8 cm. .... Voir. *E. quinquenervium* subsp. *linearifolium.*

5'. Feuilles ± pétiolées.

10. Plante subacaule à souche épaisse. Feuilles subrosettées; limbe oblancéolé-subaigu (5-12 × 2-3 cm.) atténué en pétiole court ± ailé, discolore (pâle dessous). Fleurs assez grandes : corolles à lobes oblongs subaigus (de ± 12 mm.) ..... 9. *E. subacaule.*

10'. Plantes caulescentes.

11. Plantes vivaces à tiges ± lignifiées, grêles ou robustes.

12. Feuilles membraneuses lancéolées aiguës ou acuminées, atténuées en pétiole court ± ailé, ordinairement 3-nerves au-dessus de la base, ou à nervures secondaires indistinctes, discolores (pâles en dessous), médiocres ou grandes (3-11 × 1-5 cm.). Fleurs grandes ou médiocres; corolles à lobes aigus (de 0,7-1,5 cm.), en cymes ombelliformes terminales, parfois solitaires, à pédoncules étroitement ailés. Tige lignifiée, robuste ou grêle, simple ou peu rameuse dans le haut. Espèce très variable..... ..... 10. *E. bulbilliferum.*

12'. Feuilles petites à pétiole grêle non ou à peine ailé, très distinct.

13. Feuilles succulentes à limbe épais (1,5 mm.), orbiculaire (1-3 cm.) discolore, 3-5-nerves; pétiole égalant la 1/2 ou le 1/3 du limbe. Fleurs assez grandes : corolles à lobes (de 1,5 cm.) aigus, solitaires dans le haut des rameaux. Plante suffrutescente à tige grêle simple ou peu rameuse, flexueuse, à section orbiculaire avec 2 fines costules opposées. ..... 11. *E. nummularifolium.*

13'. Feuilles peu épaisses.

14. Feuilles à limbe coriace, ové ou elliptique, à 3-5 nervures fortement saillantes en-dessous, imprimées en dessus. Fleurs assez grandes, peu nombreuses, en cymes ombelliformes ter-

Source : MNHN, Paris

minales; corolles à lobes (de 1,5 cm.) aigus. Plante suffrutescente à tige peu rameuse très ligneuse (de 8-10 dm.)..... 12. *E. fruticosum.*

14'. Feuilles non coriaces, semi-succulentes, ovées ou orbiculaires, (1-1,5 cm.), 3-nerves à nervures secondaires fines.

15. Plante rampante presque herbacée à tiges grêles radicantes aux nœuds inférieurs. Fleurs médiocres solitaires aux aisselles des feuilles supérieures; corolle à lobes (de 1,5 cm.) aigus..... 13. *E. radicans.*

15'. Plante dressée sous-ligneuse à tiges légèrement ou assez fortement lignifiées inférieurement. Fleurs assez grandes en cymes ombelliformes terminales; corolle à lobes oblongs aigus (de 1 cm.) ..... 14. *E. tsimihety.*

11'. Plantes annuelles herbacées grêles à feuilles petites ou médiocres.

16. Petite plante très rameuse étalée-diffuse à rameaux très minces, presque divariqués, rougeâtres. Feuilles nombreuses minces, très petites, à limbe étroitement oblancéolé (0,8-1,2 × 0,2-0,3 cm.) atténué en pétiole grêle (de 0,3-0,5 cm.). Fleurs petites, solitaires, axillaires, longuement pédicellées, à pédicelle filiforme (de 2-2,5 cm.); sépales herbacés à carène non veinée réticulée ..... 15. *E. subverticillatum.*

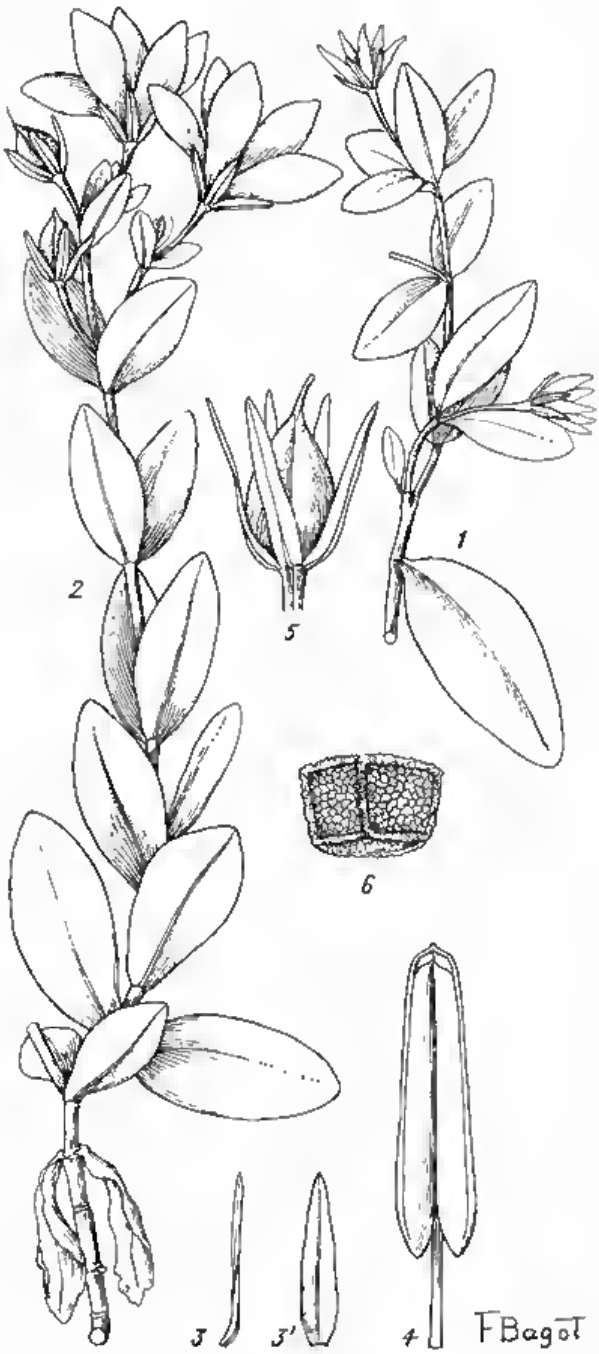
16'. Plante à tige dressée, simple ou peu rameuse dans le haut, grêle. Feuilles membraneuses minces, lancéolées-aiguës (1-5 × 0,6-1,3 cm.), 5-nerves. Fleurs petites en cymes terminales compactes; corolle à lobes largement oblongs obtus (de ± 3 cm.); sépales scarieux à aile en croissant (large de 3 mm.) fortement veinée-réticulée : voir..... ..... *E. quinquenervium* subsp. *Hoffmannii.*

Exacum lichenisylvae H. Humb. sp. nov.

Planta leviter suffruticosa (nonnunquam epiphytica) omnino glabra, caule (6-12 dm. longo) parum ramoso et ramis flexuosis quadrangularibus, angulis costulatis (internodiis 2-6 cm. longis). Folia sessilia vel brevissime petiolata (petiolo 1-2 mm. longo), membranacea, fere elliptica (3-5 × 1-2 cm.) ad basim attenuata, anguste amplexicaulia, apice late acuta vel obtusiuscula, 3-5-nervia. Flores mediocri, in axillas foliorum superiorum solitarii, vel in cymas laxas 3-5-flores instructi, pedunculis gracilibus, ebracteatis (2-4 cm. longis), sepalis fere a basi liberis lanceolatis (6-8 mm. longis), longe et anguste acutis, nervo medio solo bene distincto nonnunquam ad basim sepalorum exteriorum in carinam minutam protracto, marginibus anguste

Source : MNHN, Paris

scariosis, reticulo nervulorum vix conspicuis præditis; corollae tubus brevissimus, lobi anguste oblongi (ca. 10 mm. longi, 2 mm. lati) subacuti, caerulei. Antherae (5-6 mm. longae) faucem superantes. Capsula ovoidea ad apicem sensim attenuata (ca. 1 mm. longa); semina polyedrica secus angulos marginata, faciebus areolis undulatis ornatis.



Pl. 1. *Exacum lichenisylvae* : **1**, rameau florifère × 2/3; **2**, *idem*, var. *macranthum* ×2/3; **3**, sépale, de profil × 2,7; 3', *idem*, face interne; **4**, étamine × 5; **2.5**, fruit × 2; **6**, graine × 20.

Var. **lichenisylvae**.

Caractères ci-dessus.

Forêt ombrophile et sylve à lichens de 1 000 à 2 400 m. alt.; fl. avril.

CENTRE-NORD : massif du Manongarivo, *Perrier de la Bâthie* 9056.

CENTRE-EST : vallée de l'Onive, *Perrier* 17065.

Var. **macranthum**.

Flores magni; corollæ lobi late oblongi (ca. 20 mm. longi, 8-10 mm. lati).

CENTRE-NORD : massif du Tsaratanana, *Perrier* 15339.

Exacum quinquenervium Griseb. subsp. **linearifolium** H. Humb. subsp. nov.

A subsp. *quinquenervium* **differt foliis anguste linearibus, 1-nerviis. Planta annua herbacea.**

Rocailles humides vers 800 m. alt.

CENTRE (confins Ouest) : Zazafotsy au S. de Belambana, *Perrier de la Bâthie* 9035. (Typus in Herb P.)

Exacum radicans H. Humb. sp. nov.

Caulis gracilis vix lignosus, flexuosus (ca. 5 dm. longus), prostratus, e nodis nonnullis radicans, ut folia

Source : MNHN, Paris

et flores glaber. Folia parva, limbo late ovato vel orbiculare (1-2 cm. longo), nonnunquam apice subacuto, leviter crassulente, a basi 3-nervio, discolore, supra obscure viridi, subtus albescens. Flores parum numerosi, 5-vel nonnunquam 4-meri, axillis folium superiorum solitarii, pedicellis gracilibus nudis (ca. 1,5 cm. longis), sepalis fere a basi liberis, anguste lanceolatis (ca. 1 cm. longis), ad apicem acuminatum sensim attenuatis, plurinerviis, dorso carinatis, carinis secus pedicellum leviter decurrentibus, marginibus scariosis; corollae tubus brevis (2 mm. longus), pallidus, fauce albescens, lobi caerulei anguste oblongi (ca. 12 mm. longi), acuti; antberae (2 mm. longae) lutcae, ovarium virescens. Capsula ovoidea (ca. 5 mm. longa), apice acuto breviter attenuata; semina compressa, ambitu fere hexagonalia, conspicue reticulata (subareolata).

Forêt ombrophile, de 1 300 à 2 000 m. alt.; fl. janvier.

Centre (du Nord au Sud-Est) : mont Ankaroka au S.-E. du lac Alaotra, *Cours* 91. (Typus in Herb. P.)

Exacum subacaule H. Humb. sp. nov.

Planta subacaulis, glabra, caudice brevi valido, foliis membranaceis in rosulam confertis, limbo elliptico vel oblanceolato (4-8 × 2-3 cm.), subacuto vel obtuso, in petiolum brevem superne parum distinctum attenuato, nervo medio valido subtus prominente, nervis secundariis 2, tertia parte longitudinis limbi oblique enatis, facie inferiori pallida prominulis et nonnunquam nervis submarginalibus 2 tenuibus paulo supra basim insertis adjunctis, reticulo tertiario inconspicuo. Flores magni in cymam umbelliformem foliis circiter duplo breviorem, medio rosulae enatam instructi, pedunculis nudis (ca. 1,5-2,5 cm. longis); calycis tubus brevissimus, sepalis subscariosis tenuibus inferne latissimis et valde inaequilateralibus, uno latere ad basim semiorbiculari (3,5 mm. lati), altero latere basi anguste cuneato (1,5 mm. ad basim lato), nervo medio validiore carinam angustam (1 mm. latam) subtendente, nervulis reticulatis tenuissimis praeditis, corollae tubus brevis (ca. 4 mm.) papillis elatis ad basim intus transverse munitus, lobis (albidis?) oblongis obtusis (ca. 15 mm. longis, 4-6 mm. latis); filamenta, fauce inserta, ut antberae (ca. 3,5 mm. longae) sulfurea. Capsula haud visa.

Forêt ombrophile vers 1 500 m. alt.

Est : Ampasimalaza (district d'Ambatondrazaka), *Boloalina* 4479 RN (Typus in Herb. P.) ; *Le Myre de Vilers* sans numéro ni localité (environs de Tamatave?)

Exacum subverticillatum H. Humb. sp. nov.

Herbaceum, annuum, gracillimum, omnino glabrum, ramosissimum, ramis patulis fere divaricatis (ca. 1,5 dm. latum). Folia membranacea minima, subverticillata, limbo anguste obovato (1-1,4 × 0,2-0,3 mm.), subacuto, uninervio, ad petiolum (3-5 mm. longum) sensim attenuato. Flores parvi axillares, solitarii vel bini, pedicellis nudis gracillimis (2-2,5 cm. longis), sepalis viridibus lanceolatis longe acuminatis (ca. 5 mm. longis), marginibus leviter scariosis, dorso alte carinatis, carina basi semiorbiculari, papillis

Source : MNHN, Paris

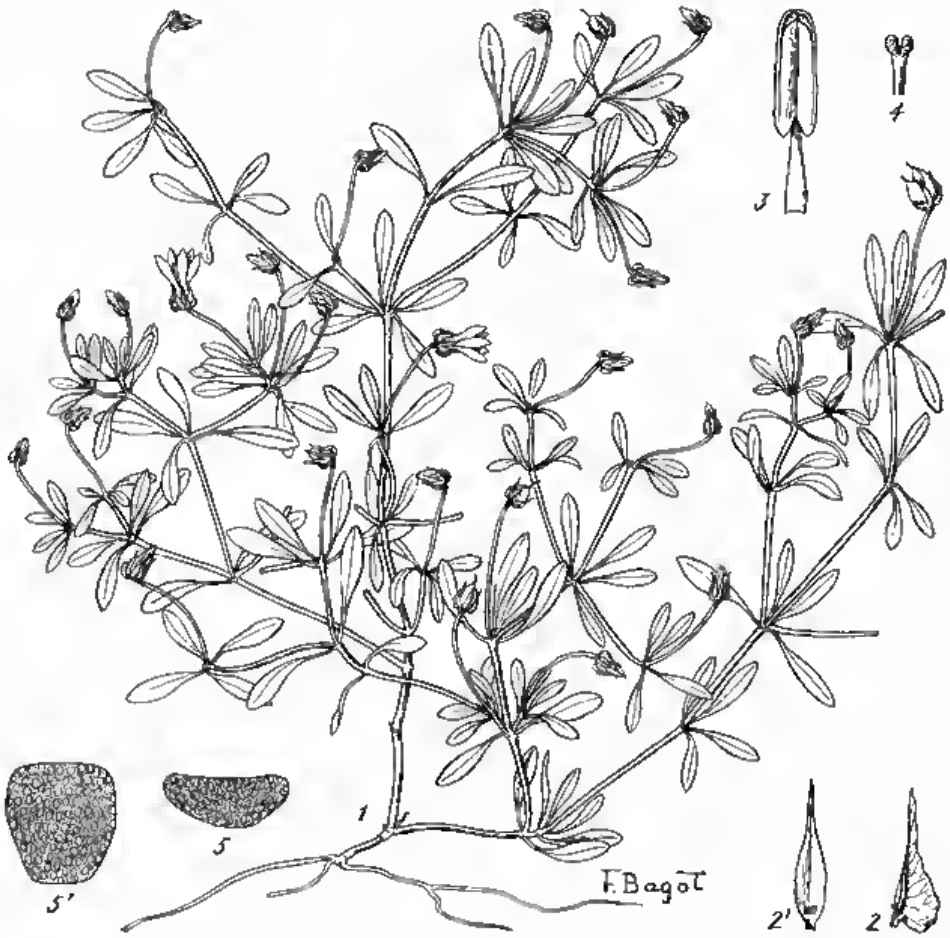
Pl. 2. — *Exacum subacaule* : **1**, port × 2/3; **2**, sépale, de profil × 2,7; **2'**, *idem*, face interne; **3**, étamine × 5. — *E. bulbiliferum* : **4-4'**, port × 2/3; **5**, autre forme × 2/3; **6**, sépale de profil × 2,7; **6'**, sépale, face interne; **7-7'**, étamine de face et de profil × 5; **8**, stigmate × 5; **9**, fruit × 2; **10**, graine × 20.

Source : MNHN, Paris

altis ad basim intus praeditis; corollae tubus brevis, lobi oblongi, acuti (ca. 5 × 2,5 mm.); antherae (2,5 mm. longae) sulfureae. Capsula ovoidea (ca. 5 mm. longa);

Forêt ombrophile vers 1 200 m. alt; fl. novembre.

CENTRE (Nord-Est) : massif du Marojejy, *Humbert* 31650 (avec *Saboureau*). (Typus in Herb. P.)



Pl. 3. — *Exacum subverticillatum* : **1**, port × 2/3; **2**, sépale, de profil × 2, 7; **2'**, *idem*, face interne; **3**, étamine × 5; **4**, stigmate × **5**; 5, graine, de profil × 20; **5'**, *idem*, face supérieure.

Exacum tsimihety[1] H. Humb. sp. nov.

Vix suffruticosus, omnino glaber, caule gracili (1-1,5 dm. alto), parum ramoso, ut rami minute costulato. Folia membranacea limbo discolore, subtus pallido, ovato vel oblongo (0,6-5 × 1,2-2,5 cm.), ad petiolum (5-8 mm. longum) coarctato, breviter decurrente, a basi 3-nervio, nervis ceteris baud conspicuis. Flores ad axillas folium supremorum saepius fasciculati vel bini

1. Nom de peuplade.

Source : MNHN, Paris

vel solitarii, pedicellis nudis (ca. 1,5 cm. longis), sepalis fere a basi liberis (ca. 6 mm. longis), minute plurinerviis, dorso alte carinatis, carinis secus pedicellum breviter decurrentibus; corollae tubus brevis (ca. 2 mm. longus), lobi oblongi (5-10 × 3-4 mm.), acuti; antherae (3,5 mm. longae) sulfureae. Capsula ovoïdea apice acuta (ca. 4 mm. longa); semina polyedrica, conspicue reticulata (subareolata).

Forêt ombrophile et sylve à lichens de 900 à 1 500 m. alt.: fl. nov.-janvier.

Est : Presqu'île Masoala, *Perrier de la Bâthie* 9038.
Centre (Nord-Est) : massif du Marojejy, *Humbert* 22246, 23009.

Varie notablement dans les dimensions des feuilles et des corolles.

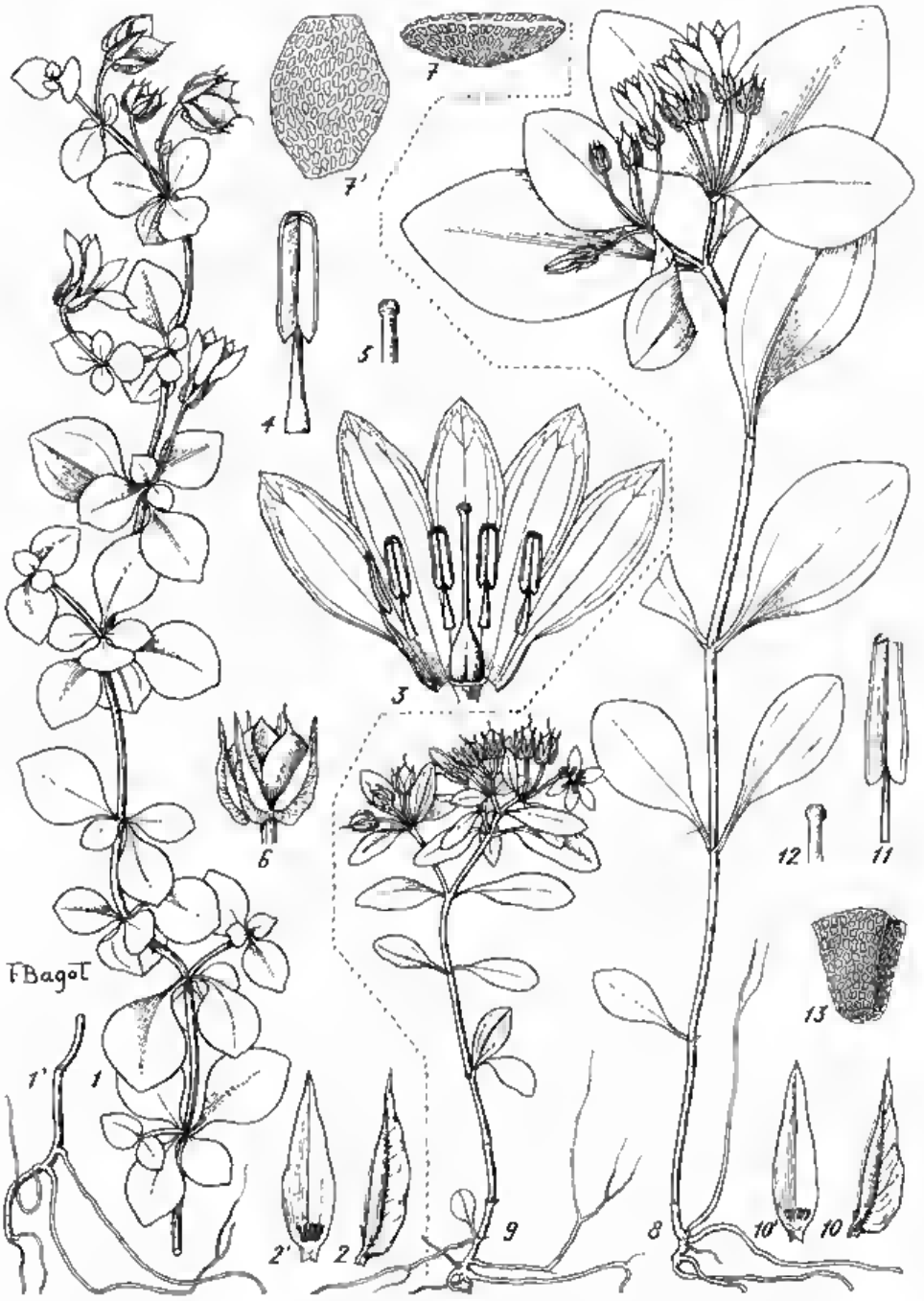
RÉCAPITULATION DES *EXACUM* DE MADAGASCAR

Exacum bulbilliferum Bak. in Journ. Linn. Soc., XX : 209 (1883).

— *carinatum* H. Humb. in Mém. Inst. Rech. Sc. Madag., série B. VI : 128 (1955) = E. divaricatum Bak.
— divaricatum (Bak.) Schinz in Bull. Herb. Boiss., 2e série : 879 (1901).
— emirnense (Bak.) Schinz, *loc. cit.* : 714.
— fruticosum H. Humb., *loc. cit.* : 130.
— *Hoffmannii* Schinz. in Viertelj. Naturf. Gesell., Zurich, XXX : 327 (1891).
— lichenisylvae H. Humb., sp. nov.
— lokohense H. Humb., *loc. cit.* : 128.
— marojejyense H. Humb., *loc. cit.* : 132.
— Millotii H. Humb., *loc. cit.* : 130.
— — var. protractum H. Humb., *loc. cit.* : 130.
— nummularifolium H. Humb., *loc. cit.* : 130.
— quinquenervium Griseb. Gen. et Sp. Gent. : 112 (1839).
— — var. Hoffmannii (Vatke) H. Humb. comb. nov.
— — subsp. linearifolium H. Humb. subsp. nov.
— radicans H. Humb., sp. nov.
— rosulatum Bak. in Journ. Linn. Soc., XX : 210 (1883).
— spathulatum Bak. in Journ. Linn. Soc., XX : 210 (1883); Schinz in Bull. Herb. Boissier, 2e série : 879 (1901).
— subacaule H. Humb. sp. nov.
— subverticillatum H. Humb. sp. nov.
— tsimihety H. Humb. sp. nov.

(A suivre)

Source : MNHN, Paris



Pl. 4. — *Exacum radicans* : **1-1'**, port × 2/3; **2**, sépale, de profil × 2,7; **2'**, *idem*, face interne; **3**, fleur ouverte × 2,5; **4**, étamine × 5; **5**, stigmate × 5; **6**, fruit × 2; **7**, graine, de profil × 20; **7'**, *idem*, face supérieure. — *E. lismihety* : **8-9**, port (2 formes) × 2/3; **10**, sépale de profil × 2,7; **10'**, *idem*, face interne; **11**, étamine × 5; **12**, stigmate × 5; **13**, graine × 20.

Source : MNHN, Paris

SYSTÈME DE CLASSIFICATION DES SAPOTACÉES

par A. Aubréville

De nombreux systèmes de classification de la famille des Sapotacées ont vu le jour depuis celui d'Alphonse de Candolle en 1844. Les plus récents sont ceux de Baehni (1938) et de H. J. Lam (1939). Ayant entrepris une révision à l'échelle mondiale des genres de la famille, dont le nombre de ceux que j'ai retenus est de 120, j'ai été conduit à modifier les classifications existantes. J'ai ainsi déjà fait allusion dans les fascicules récents des Sapotacées de la Flore du Gabon, de celle du Cameroun, et de celle du Cambodge-Laos-Vietnam, à des taxa nouveaux : sous-familles, tribus et sous-tribus. Leurs noms n'ayant pas de validité au regard du code international de la nomenclature botanique, n'étant pas assortis de diagnoses latines, je crois nécessaire de combler brièvement cette lacune sans attendre la publication d'une monographie qui à ce jour n'a pas encore trouvé sa version définitive et dans laquelle cette classification nouvelle, adaptée des anciennes, trouvera j'espère sa justification.

OMPHALOCARPOIDEAE Aubr. subfam. nov.

= Sous-tribu *Achradolypinae* H. J. Lam, Rec. Trav. bot. néerl. **36** : 524 (1939).

Calyx sepalis 5-6 in verticillo unico imbricatis. Corollae lobi appendicibus dorso destituti. Stamina fertilia epipetala numero petala bis vel plus aequantia. Staminodia adsunt vel non.

Deux tribus :

1. **OMPHALOCARPEAE** Dubard, Ann. Mus. Col. Marseille, **2**, **10** : 89 (1912).

Corollae lobi numero sepala aequantes. Staminodia adsunt.

Genre type : *Omphalocarpum* P. Beauv. (1604) *(Omphalocarpum, Ituridendron, Tridesmostemon, Tsebona, Magodendron).*

2. **PYCNANDREAE** Aubr. trib. nov.

Corollae lobi numero sepala 1-3-plo aequantes. Stamina fertilia numero petala 2-4-plo nonumquam plus aequantia. Staminodia = 0. (*Pycnandra, Mixandra, Diploknema*).

Genre type : *Pycnandra* Benth. (1876).

Ayant réuni le genre *Achradolypus* au genre *Pycnandra*, nous n'avons pas pu adopter le nom d' *Achradolypoïdeae* pour cette sous-famille qui aurait pu naturellement succéder à la sous-tribu des *Achradolypineae* de H. J. Lam.

Source : MNHN, Paris

SIDEROXYLOIDEAE H. J. Lam

TRIBUS NOUVELLES DE LA SOUS-FAMILLE

1. **POUTERIEAE** H. J. Lam loc. cit., emend. Aubr.

Calyx verticillo unico. Stamina numero petala aequantia. Staminodia adsunt. Corollae lobi appendicibus dorso destituti. Semina cicatrice laterali, angusta vel longa, exalbuminata.

Genre type : *Pouteria* Aublet (1775).

De cette tribu nommée par H. J. Lam sont exclues les *Cyclicae* H. J. Lam, les *Achradolypinae* H. J. Lam et les *Planchonelleae* Aubr.

2. **PLANCHONELLEAE** Aubr. trib. nov.

A trib. « Pouteriearum » differt seminibus albuminatis.

Genre type : *Planchonella* Pierre (1890).

3. **MALACANTHEAE** Aubr. trib. nov.

— *Chrysophylleae* H. J. Lam p. p.

Staminodia = 0 vel rarissime maxime irregularia et vix delineata. Semina cicatrice laterali, angusta vel lata exalbuminata.

Genre type : *Malacantha* Pierre (1891).

4. **CHRYSOPHYLLEAE** H. J. Lam emend. Aubr.

— *Chrysophyllae* H. J. Lam p. p.

A « Chrysophylleis » differt seminibus albuminatis.

Genre type : *Chrysophyllum* L. (1753).

5. **KANTOUEAE** Aubr. trib. nov.

Corollae lobi appendicibus dorsa minuti. Frutus indehiscentes. Semina cicatrice laterali.

(Inhambanella, Kantou, Neolemonniera).

Genre type : *Kantou* Aubr. et Pellegrin (1957).

6. **LECOMTEDOXEAE** Aubr. trib. nov.

A trib. « Kantouearum » fructibus dehiscentibus.

(Lecomtedoxa, Gluema Eberhardtia).

Genre type : *Lecomtedoxa* (Pierre) Dubard (1915).

7. **SARCOSPERMEAE** (H. J. Lam) Aubr. stat. nov.

= Famille des *Sarcospermaceae* H. J. Lam, Bull. Jard. bot. Buitenz. **3,7** : 248 (1925).

Genre type : *Sarcosperma* Hook. f. (1876).

Source : MNHN, Paris

MIMUSOPOIDEAE H. J. Lam

TRIBU DES **MIMUSOPEAE**

1. **Mimusopineae**

Corollae lobi appendicibus dorso minuti. Semina cicatrice basilari vel basi-ventrali, albuminata.

Genre type : *Mimusops* L. (1753).

2. **Tieghemellineae** Aubr. subtrib. nov.

Corollae lobi appendicibus dorso minuti vel destituti. Semina cicatrice ventrali, albumine nullo vel tenuissimo.

— Tribu des *Manilkareae* Dubard p. p., Ann. Mus. Col. Marseille **3** : 6 (1915).

Genre type : *Tieghemella* Pierre (1891).

TRIBU DES **MANILKAREAE** Dubard emend. Aubr.

3. **Manilkarineae**

Semina albuminata.

(Manilkara, Labramia, Muriea, Murianthe, Faucherea, Northiopsis, Achras, Leteslua, Labourdonnaisia.)

Genre type : *Manilkara* Adans. (1763).

4. **Northiineae** Aubr. sub-trib. nov.

Semina exalbuminata.

Genre type : *Northia* Hook. f. (1884).

CLÉ DES SOUS-FAMILLES ET TRIBUS

Calice à 2 verticilles :

Étamines autant que de pétales. Staminodes généralement présents. Lobes de la corolle généralement pourvus d'appendices dorsaux (Mimusopoïdées) :

Sépales 3 + 3 ..... *Manilkarées.*

Sépales 4 + 4 ..... *Mimusopées.*

Étamines 2-3 fois autant que de pétales, ou plus.

Staminodes O. Lobes de la corolle sans appendices dorsaux (Madhucoïdées) :

Sépales 2 + 2 ..... *Madhucées.*

Sépales 3 + 3 ..... *Palaquiées.*

Calice à 1 verticille (4-5-6 sépales) :

Étamines autant que de pétales (Sideroxyloïdées) :

Des staminodes :

Graines à cicatrice basale :

Lobes de la corolle pourvus d'appendices dorsaux. *Buméliées.*

Lobes de la corolle sans appendices dorsaux :

Graines à albumen. Ovaire à 5 loges ..... *Sidéroxylées.*

Source : MNHN, Paris

Graines sans albumen. Ovaire à 1-2 loges.... *Sarcospermées.*
Graines à cicatrice linéaire (oblongue) :
Lobes de la corolle pourvus d'appendices dorsaux :
Fruits indéhiscents ..... *Kantouées.*
Fruits déhiscents..... *Lecomtédoxées.*
Lobes de la corolle sans appendices dorsaux :
Graines à albumen..... *Planchonellées.*
Graines sans albumen..... *Poutériées.*
Staminodes O :
Graines à albumen..... *Chrysophyllées.*
Graines sans albumen..... *Malacanthées.*
Étamines fertiles 2-n fois autant que de pétales. Lobes de la corolle sans appendices dorsaux (Omphalocarpoïdées) :
Lobes de la corolle autant que de sépales. Des staminodes.
Étamines en phalanges épipétales..... *Omphalocarpées.*
Lobes de la corolle 3 fois autant que de sépales. Staminodes O. Étamines non groupées en phalanges épipétales..
..... *Pycnandrées.*

Source : MNHN, Paris

VALIDATION DU GENRE *ALBERTISIELLA* PIERRE

Dans une note sur les Sapotacées de la Nouvelle Calédonie (Adansonia **2**, 2 : 179 (1962), j'ai réhabilité un genre décrit par PIERRE en 1891 dans une note imprimée mais non publiée. Aucune diagnose latine n'ayant été publiée, je répare aussi cette omission, sans quoi le nom du genre de PIERRE continuerait à n'être pas valable.

ALBERTISIELLA Pierre msc. ex Aubréville

Flores pentameri hermaphroditi vel feminei staminarum abortu. Sepala 5 imbricata utraque pagina pilosa. Corolla gamopetala, lobis 5 brevibus. Stamina filamentis brevibus ad tubi medium insertis. Antherae introrsae (in typo). Ovarium, disco hirsuto circumdato, loculis 5 uniovulatis.

Fructus ellipsoïdeus apice areolatus, monospermus. Semen ellipsoïdeum, testa durissima, crassa. Cicatrix oblongo-elliptica, omne latus ventrale occupans. Albumen copiosum.

Type : **Albertisiella novoguineense** (Vink) Aubr. comb. nov. = *Chrysophyllum novoguineense* Vink, Blumea **9** : 33 (1958).

Albertis n° 184 Fly River (Nouvelle Guinée) (P.).

L'absence de staminodes, le fruit monosperme, la cicatrice large de la graine distingue ce genre du genre *Planchonella*. Il se classe ainsi parmi les Chrysophyllées. Le genre océanien *Nesoluma* s'en sépare par la cicatrice basilaire de la graine, la présence irrégulière de staminodes rudimentaires et les fleurs hétéromères. Nous avons également rapporté *Planchonella papuanica* Pierre ex Dubard au genre *Albertisiella* (Adansonia l. c. 1962).

A. papuanica (Pierre ex Dubard). Aubr. comb. nov. = *Planchonella papuanica* Pierre ex. Dubard, Ann. Mus. Col. Marseille **10** : 59 (1912).

Source : MNHN, Paris

A CONTRIBUTION TO THE HISTOTAXONOMY OF *CORYLUS (BETULACEAE)*

By Baki Kasapligil
Mills College, Oakland, California

INTRODUCTION

The genus *Corylus* has about ten species of trees and shrubs distributed in the temperate regions of the northern hemisphere. The present study concerns the following three species native to Europe : *Corylus avellana* L. = the Common filbert, *C. maxima* Mill. = the Giant filbert and *C. colurna* L. = the Turkish filbert. The first two species have long been under cultivation for their well known edible nuts called filberts or hazelnuts. The last one is occasionally cultivated as an ornamental tree in the parks and along streets. Consequently, there is a considerable literature on the horticulture, biology and the gross-morphological features of the cultivated species and varieties of filberts (Bailey 1927, Evreinoff 1958, Goeschke 1887, Gross 1902, Hartwig 1892, Howes 1948, Krüssmann 1959, Mallinjaud 1962, Nicholson 1884, Osborn 1930, Reed 1926, Rilstone 1938, Schneider 1906, Schulz 1892, Turrill 1956, Wein 1932, Zimmermann 1922). Relatively speaking, the anatomical and ontogenetic information about the genus *Corylus* is rather scarce being found mainly in the works of Abbe (1935 and 1938), Benson (1894), Hagerup (1942), Hall (1952), Kirchner, Loew and Schröter (1913), Metcalfe and Chalk (1950), Solereder (1908).

The present study initiated during the author's survey of literature while searching for anatomical evidences concerning the phylogenetic relationship among the species of *Corylus* as well as among the genera allied with *Corylus*. The terms anatomy and histology are taken as synonyms, but the term histotaxonomy here is used to replace the classical term of "systematic anatomy".

This project was carried out in the following institutions during the author's sabbatical leave granted by Mills College,Oakland, California : Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris; Conservatoire et Jardin Botaniques, Musées de Genève; Botanischer Garten und Institut für Systematische Botanik der Universität Zürich; Royal Botanic Gardens, Kew. I wish to extend my sincere appreciation to the directors of these institutions as well as to their staff members for the generous assistance and cooperation offered during the course of my work. I wish to thank also Professor H. L. Mason,

Source : MNHN, Paris

of the University of California, Berkeley for loaning me the herbarium specimens I needed in this study.

MATERIALS AND TECHNIQUE

The leaf material of *Corylus avellana* which was processed for the study of vasculation of the adult leaf was obtained from anherbarium specimen (U.C. Herb., Berkeley, No. 504321) which was collected by K. Krause (N° 3843) from the Black Sea coast of Turkey on July 4, 1931. The exact locality as given on the label is : Çukurbük near Samsun, altitude ca. 300 m. above sea level. But the specimen was erroneously named as *Corylus colurna* L. A careful examination of the specimen revealed the fact that the specimen was a typical *C. avellana* L. The juvenile leaf of the *C. avellana* seedling which was obtained from a dried specimen at the Conservatoire Botanique de Genève, was collected by M. Micheli from Froubenex, on June 23, 1858.

The adult leaf material of *C. maxima* was received from a living specimen in the arboretum of Ecole Dubreuil, Paris. The juvenile leaves of this species were obtained from a dried seedling specimen at the Conservatoire Botanique de Genève, collected by H. Romieux from Florissant, Genève, June 17, 1886. The herbarium sheet of this specimen was erroneously labelled as *C. avellana* but the well preserved nut-shell attached to the seedling was from a typical fruit of *C. maxima* leaving no doubt about the correct identity of the specimen.

The adult leaf material of *C. colurna* was obtained from an herbarium specimen (U.C. Herb., Berkeley, 387846) collected by the Rev. Jos. Giraldi from China interior, Province Schen-si septentr., Kinqua-San, July 10, 1897. The juvenile leaves of this species were collected (Kasapligil N° 3387) from vigorously growing sucker shoots of a tree at the Jardin des Plantes, Paris.

For the purpose of studying the foliar vasculation, the leaf portions were first discoloured by boiling them in 95 % alcohol. Then, the material was cleared in a 5 % solution of potassium hydroxide within two days at room temperature. Following dehydration through a series of alcohol the material was stained with Safranin 0, cleared through a series of xylene and mounted permanently in Canada balsam (cf. Foster 1949, Appendix and Kasapligil 1951 a).

Fresh materials for the histological study of the lamina and petiole and the twigs for the study of stem anatomy were collected from living specimens growing in Jardin des Plantes and Arènes de Lutece, Paris. Free hand sections of these materials were fixed and mounted in gelatine glycerine. The maceration of the stem wood for the study of the xylem elements was carried out in an equal amount of mixture of 10 % nitric acid and 10 % chromic acid. The maceration of wood portions took place within 3-4 days at room temperature. The macerated material was thoroughly washed with water using a centrifuge, then dehydrated

Source : MNHN, Paris

through the alcohol series. Part of the macerated wood was stained with Safranin 0, and part of it with Iodine green. Safranin staining proved to be more desirable for the microscopic examination. The stained macerated wood elements were processed further through the xylene series by means of a centrifuge and mounted in Canada balsam permanently.

The staminate catkins used in the palynological study were obtained from the following herbarium specimens of the Laboratoire de Phanérogamie in Paris : *Corylus avellana*, Flora Silesiaca, Breslau, Göpperthain, alt. 120 m., collected by C. Baeniz in 1899; *C. maxima*, Savi pl. Italia bor., Pisa, collected by Cesati (N° 750); *C. colurna*, Turkey. Vilayet Kastamoni, Tosya Gavurdagh, collected by Sintenis (N° 4809) in 1892. The pollen material was bleached with a 3 % solution of KOH and then boiled in glacial acetic acid. Dehydration and staining of the pollen grains were carried out by means of an electric centrifuge, the material then being mounted in glycerine jelly. Pollen material was stained either with a 1 % alcoholic solution of Safranin or with a 1 % alcoholic solution of Methylene blue. Stained material was suitable for the microscopic examination, but for the purpose of photomicrography the slides prepared from unstained pollen grains were more suitable than the ones made from stained pollens.

NOMENCLATURE AND HABIT

1. **Corylus avellana** L., Sp. pl. : 998 (1753); A. de Candolle in De Candolle, Prodr. **16** (2) : 130 (1864); Tchihatcheff, Asie Min. Bot. **2** : 481 (1866); Boiss., Fl. Or. **4** : 1176 (1879); Beck, Vegetationsverhältn. d. illyrischen Länder (1901); Winkler in Engler, Pflanzenreich **4**, 61 (Heft 19) : 46 (1904); Ascherson and Græbner, Syn. Mitteleur. Fl. **4** : 379 (1910); Hayek, Prodr. Fl. Penins. Balcan. **1** : 69 (1924).

(Synonyms : *Corylus ardua* Poiteau and Turpin. *C. avellana* var. *sylvestris* Aiton, *C. avellana* var. *typica* Schneider, *C. grandis* Dryand, *C. serenyiana* Pluskal, *C. silvestris* Salisbury).

The European filbert is a deciduous shrub, 1-7 m. high. Some rare specimens may exeed 10 m. in height, but always retaining the shrubby habit of many stems and a more or less rounded crown. The basal sprouts grow fast at young stage, but the rate of growth slows down gradually, stems attaining a height of 6-6,5 m. and a diameter of 6-8 cm. in twenty years. The bark of the young twigs is glandular pubescent, reddish brown, becoming smooth and greyish brown by age.

The common varieties of *C. avellana* are : var. *aurea* Kirchn. with yellow leaves; var. *contorta* Bean with curly and twisted twigs; var. *fusco-rubra* Dipp. with purple or reddish leaves; var. *heterophylla* Loud. (Syn. : *C. avellana* var. *laciniata* Döll.) with pinnately dissected leaves; var. *grandis* Ait. with large subglobose nuts. The readers are referred to Gœschke's monograph (1887) for the descriptions and classification of cultivated forms and varieties.

Source : MNHN, Paris

2. **Corylus maxima** Miller, Gard. Dict. ed. 8, n° 3 (1768); Spach in Ann. Sc. Nat. Bot. sér. 2, **16** : 106 (1841); Winkler in Engler Pflanzenreich **4**, 61 (Heft 19) : 51 (1904); Hayek, Prodr. Fl. Penins. Balcan. **1** : 69 (1924); Hegi, Ill. Fl. Mitt. Eur. III/1 : 191 (1957); Krüssmann, Handb. Laubgeh. **1** (5) : 351 (1959).

(Synonyms : *C. avellana* var. *Lamberti* (Lodd.) Loudon, *C. avellana* var. *sativa* C. F. Ludwig, *C. avellana* var. *tubulosa* Loudon, *C. avellana* var. *tubulosa alba* (Ait.) Loudon, *C. intermedia* Fingerhut, *C. Lamberti* Lodd., *C. maxima* var. *alba* (Lodd.) Schneider, *C. tubulosa* Willd.).

The Giant filbert is a deciduous shrub, 2-10 m. high. Its habit is quite similar to that of *C. avellana*, but growing more vigorously than the latter. Under favourable conditions, it may attain a height of up to 15 m. Young twigs are reddish brown and covered with glandular hairs. Older stems possess a smooth bark of dark grey-brown colouring.

Corylus maxima var. *atropurpurea* Dochnahl (Syn. *C. avellana purpurea* Loud., *C. avellana atropurpurea*, *C. atropurpurea*, *C. atrosanguinea*, *C. purpurea* Hort., *C. maxima* f. *purpurea* (Loud.) Rehd.) is a very popular ornamental plant with a purple-red foliage and involucre.

3. **Corylus colurna** L., Sp. Pl. : 999 (1753); Tchihatcheff, Asie Min. Bot. **2** : 482 (1866); Boiss. Fl. Or. **4** : 1176 (1879); Winkler in Engler. Pflanzenreich **4**, 61 (Heft 19) : 51 (1904); Hayek, Prodr. Fl. Penins. Balcan. **1** : 69 (1924); Smolianinova in Bull. Appl. Bot. (Pl. Breed.) **21** (5) : 379-449 (1929); Kasapligil, Jour. Calif. Hort. Soc. **24**, 4 : 95-104 (1963).

(Synonyms : *C. arborescens* Münchh., *C. byzantina* Poiteau and Turpin, *C. Jacquemontii* Decaisne).

Unlike the two previous species, the Turkish filbert is a tall tree, usually with a single massive bole. Its height varies from 20 to 40 m. depending on the variety. The stem diameter measures up to 1,25 m. With increased age, the ovate or pyramidal crown shows a tendency to bend towards one direction. Pruning during the young stage of the plant results in a shrubby habit (Kasapligil 1963 a). Young twigs are light yellowish gray and glandular pubescent or setose. Old stems possess a corky, deeply furrowed bark which splits into vertical plate-like segments.

The varieties of the Turkish filbert (*C. colurna* var. *colurna*, var. *glandulifera* A. DC., var. *lacera* (Wall.) A. DC., and var. *chinensis* (Franch.) Burkill) are readily distinguishable through their involucral characteristics (Kasapligil 1963 b).

CLASSIFICATION

The genus *Corylus* was classified under *Corylaceae* by Mirbel, Elém. Phys. Vég. Bot. **2** : 906 (1815) (cf. Rehder 1949 for further refe-

Source : MNHN, Paris

rences and synonymy). This family was named as *Betulaceae* by AGARDH, Aphor. : 208 (1825) and then also by BARTLING, Ord. Nat. Pl. : 99 (1830). The family *Betulaceae* is divided into two tribes in WINKLER's (1904) monograph : Tribe I : *Coryleae* including *Carpinus*, *Corylus*, *Ostrya* and *Ostryopsis* and Tribe II : *Betuleae* including *Betula* and *Alnus*. REHDER (1946) indicates that "the family called *Betulaceae* should bear, according to the rules of priority, the name *Corylaceae*". However, in the 1961 edition of the International Code of Botanical Nomenclature, *Betulaceae* (S.F. Gray, Nat. Arr. Brit. Pl. **2** : 243 (1821) "*Betuloideae*") is listed under *Nomina Familiarum Conservanda* (Appendix II, p. 189 of the Code) with the following note : "If this family is united with *Corylaceae* Mirbel, Elém. Phys. Vég. Bot. **2** : 906 (1815), the name *Betulaceae* must be used".

EICHLER (1875) treats the genus *Corylus* under *Corylaceae* as a separate family from *Betulaceae*, but both belonging to *Amentaceae*. BENTHAM and HOOKER (1862-1883) include both families under *Cupuliferae*. ENGLER and PRANTL (1894), WINKLER (1904), WETTSTEIN (1935) and HEGI (1957) classify the genus *Corylus* under *Betulaceae*, a family of Fagales, while the same family occupies an advanced position under Sapindales in BESSEY's (1915) system. HUTCHINSON (1959) splits the family into *Betulaceae* comprising *Alnus* and *Betula* in which the staminate flowers possess a calyx, but the pistillate flowers are without perianth, and into *Corylaceae* including *Carpinus*, *Corylus*, *Ostrya* and *Ostryopsis*, in which the staminate flowers are without perianth, but pistillate flowers possess a calyx adnate to the ovary resulting an inferior ovary. Actually, these two families of HUTCHINSON correspond to the tribes of *Betulaceae* in the classifications of ENGLER and PRANTL (1894) and WINKLER (1904). Should *Betulaceae* and *Corylaceae* merge into a single family as in the Englerian system or should they be separated from each other? Are there histological evidences to justify the separation of *Corylaceae* from *Betulaceae*? The present study was initiated with the hope to shed some light on this problem. I shall return to these questions under the heading "discussion" at the end of this paper.

GEOGRAPHIC DISTRIBUTION

Corylus avellana is distributed throughout Europe from Cintra on the west coast of Portugal, Ireland and Orkney Islands to the southern part of the Ural mountains through Bessarabia, Crimea and Kazakistan. It is abundant throughout the Balkan countries including the coastal regions of eastern Thrace. The northern distribution range extends to 68° northern latitude along the west coast of Norway, to 64° northern latitude in Sweden and 60° northern latitude in Russia along the southern shores of Ladoga lake. In southern Europe it occurs in Spain, Sicily and Greece. It is also recorded from Candia on Crete (M. GANDOGER, May 14, 1915, Herb. Barbey-Boissier, Geneva), but I am not sure about the indigenous nature of this specimen. HOLMBOE (1914) reported its

Source : MNHN, Paris

rare occurrence in the mountain forests of Cyprus. In Asia, it extends from Turkey through Caucasia to Iran in the East and from the Anti-Taurus mountains of Anatolia to Syria and Lebanon in the South. The European filbert is a common shrub in the understory of alder, beech and oak forests. It may form pure stands of its own or be associated with other deciduous shrubs forming thickets in mountain valleys. It is widely cultivated in Turkey, Italy, France, Spain and in other temperate regions of the world.

Corylus maxima is native to south eastern Europe, i.e. Thrace, Macedonia, Croatia and to north eastern Anatolia. This species is recorded from the following localities of Asia Minor: Giresun (KRAUSE 1877), Trabzon (HANDEL—MAZZETTI nos. 71 and 230), Gümüshane (SINTENIS no. 7103). According to KRAUSE (1930) it represents the characteristic plant of the bush forest of the Black Sea coast of Turkey up to an elevation of 1 300 m. where it is also widely cultivated for its nuts. Often it is found naturalized within hedges and orchards in Berlin, Germany and in Steirmark, Austria.

Corylus colurna and its varieties are native to an area extending from south eastern Europe through northern Turkey, Caucasia, northern Iran and the Himalayas to China. Usually, it occurs as scattered trees in deciduous and mixed coniferous forests. The reader is referred to the author's article on this species (KASAPLIGIL 1963 b) for the detail of recorded indigenous localities. However, I would like to list those European localities of cultivated *Corylus colurna* that are known to me, since this species, as compared with the other two, is quite rare in central and western Europe. In the following list the localities of the specimens will be followed by the characteristics of the individuals and references in parenthesies. All measurements and ages that will be cited, are approximate : AUSTRIA: Merkenstein—naturalized in forests (KIRCHNER, O. v. et al. 1913, Lebensgeschichte d. Blütenpflanzen Mitteleuropas **2** : 146-166). — FRANCE: Paris, Pte d'Auteuil, Jardin Fleuriste Municipal —a young tree with branches developing on one side only, 6,5 m. high, d.a.b.h. [1] 7,5 cm., 12 years old (KASAPLIGIL no. 3384 b, Aug. 19, 1962); ibid., Jardin des Plantes, near Laboratoire de Phanérogamie—a healthy tree, 12,5 m. high, with a single bole of 3 m. from ground, d.a.b.h. 30 cm., 25 years old, with fertile fruits, seeds tasty (KASAPLIGIL no. 3386, Aug. 20, 1962); ibid., Rue Buffon, in the courtyard of Chaire Culture—a young tree with ovate crown, 7 m. high, 16 years old, abundant fertile fruits (KASAPLIGIL no. 3390, Aug. 28, 1962); ibid., Bois de Vincennes, École Dubreuil —the arboretum has the adult trees of two varieties, i.e. var. *chinensis* and var. *glandulifera*, both with fertile nuts (KASAPLIGIL no. 3399 and 3401 respectively, Aug. 31, 1962). — GERMANY: Heidelberg Stiftsmühle —crown elongate-ovate, two stems from ground, height 17 m., d.a.b.h. 58 cm., 60 years old, sterile fruits (Dr. H. HEINE, Paris, personal correspondence, Nov. 6, 1962); vicinity of Mannheim, Neustadt, Hauberan-

1. D. a. b. h. = diameter at breast's height.

Source : MNHN, Paris

lagen—tree 20 m. high, d.a.b.h. 50-60 cm. (J. WILDE 1936, Kulturgeschichte d. rheinpflanzlichen Baumwelt u. ihrer Naturdenkmale, Verlag Thieme); Thüringen, Bad Köstritz, street plantation—trees with ovate crowns, boles 2.20 m. high, 30-40 years old, fertile fruits (Mitt. d. deutsch. dendr. Ges. 1932); Weteritz, Gardelegen—tree 8 m. high (Mitt. d. deutsch. dendr. Ges. 1934); Lahn, in a garden at Wilhelm Platz—two trees, d.a.b.h. 47 and 56 cm. (Mitt. d. deutsch. dendr. Ges. 1936); Breslau, Scheitniger Park—hardy ornamentals (Mitt. d. deutsch. dendr. Ges. **44** : 531-535, 1932); Bad Reichenhall, Stauffenhof—d.a.b.h. 40 cm., many fertile fruits (Mitt. d. deutsch. dendr. Ges. 1932); Weinheim near Mannheim, Gräfl. v. Berckheimscher Versuchswald—Trees 56 years old, fruits sterile (F. FABRICIUS 1931, Mitt. d. deutsch. dendr. Ges. **43** : 181-187). — GREAT BRITAIN: Richmond, Surrey, Roy. Bot. Gard., Kew—adult specimens of several varieties (KASAPLIGIL nos. 3420-22, Apr. 22, 1963); Isleworth, Syon House—several tall trees, the tallest 23 m. high, with a clean bole up to 9 m., girth 206 cm. (A. OSBORN 1930, The tree coryluses, Gard. Chron. 2250: 106-107); Cambridge Bot. Gard., 16 m. high, girth at base 3 m. (KASAPLIGIL 3427)— HUNGARY : Budapest, Ile Marguerite—trees 12-15 m. high (Herb. specimen collected in May 20, 1905, Conservatoire Bot., Geneva). — SWITZERLAND: Geneva, Univ. de Genève, Jardin des Bastions—tree 16 m. high with a single bole of 2,5 m. from ground, d.a.b.h. 42 cm., 100 years old, fruits sterile (KASAPLIGIL 1963, Musées de Genève **4**, 32 : 8-10); ibid., Jard. Bot., Rue de Lausanne—tree raised from a sucker, five stems from ground, 9 m. high, 20 years old, fruits sterile (ibid.); ibid., Arboretum, Ecole d'Horticulture, Châtelaine—tree raised from seedling, height 6 m., single bole, d.a.b.h. 11 cm., 15 years old, fruits sterile (ibid.); St. Gallen, near the junction of Notker and Pelikan Str.—three young trees, each with a single bole, 9 m. high, d.a.b.h. 18 cm., 23 years old, sterile fruits, possibly a clone (KASAPLIGIL no. 3415, Oct. 10, 1962); ibid., Zwinglistr., next to Kino Rex—a solitary tree with a single bole, 17 m. high, 40 years old, sterile fruits, some branches completely dead (KASAPLIGIL no. 3416, Oct. 10, 1962); Zürich, Bot. Gart. Univ. Zürich, facing Löwenstr.—single tree with a broad conical crown, 10 m. high, d. a. b. h. 32 cm., abundant staminate catkins often abnormally forked at tips, no fruits at all (KASAPLIGIL no. 3376, July 25, 1962).

HISTOLOGY OF THE STEM

The transverse sections of stems one to three years old have been studied comparatively to bring out the anatomical similarities and differences among three species of *Corylus*. Young developing shoots at the stage of primary structure as well as one year old stems completing the secondary growth of the first year, are covered by soft unicellular simple trichomes, and long, stiff emergences. Various forms of these trichomes will be described in detail under the heading of "foliage leaves".

Source : MNHN, Paris

On the shoot of *Corylus avellana* and *C. maxima*, the trichomes partly persist through the second year's growth, while the trichomes on the young shoots of *C. colurna* are completely shed towards the completion of the first year's secondary growth. All three species possess an uniseriate epidermis. In *C. avellana* and *C. maxima*, the outer tangential walls of the epidermal cells are moderately cutinized, while in *C. colurna* a heavy cutinization is apparent. The epidermis is partly sloughed away from three years old stems of *C. avellana* and *C. maxima*, but some trichomes remain attached to its remnants. At the comparable stage, the epidermal tissue of *C. colurna* is completely sloughed away from the stems.

Phellogen develops from the outermost layer of the cortex. Phellem consists of 5-7 layers of small and moderately compact cells in one year old stems of *C. avellana* and *C. maxima*. The phellem tissue in a one year old stem of *C. colurna* consists of 7-10 layers of cells, the inner layers being much compressed, the outer ones showing very large but more or less regular cells. The lenticels are well developed at the end of the first year.

The cortex differentiates into outer collenchymatous and inner parenchymatous regions. Collenchyma consists of 5-7 layers of compact cells without inter-cellular spaces. The collenchyma cells contain chloroplasts, starch grains and tanniferous material. Occasionally, the cells of the innermost layer of collenchyma contain prismatic crystals of calcium oxalate. The collenchymatous ring in *C. avellana* and *C. maxima* becomes interrupted as a result of secondary growth, the gaps between the collenchyma groups being occupied by thin-walled parenchyma cells. In three years old stems of *C. colurna*, however, collenchyma remains as a continuous cylinder.

In one year old shoots of *C. avellana* and *C. maxima* 4-5 cell layers of cortical parenchyma underlie the collenchyma tissue, while in *C. colurna* 5-10 cell layers are observed. The cortical parenchyma cells are primarily chlorophyllous, but cells containing either tanniferous material or druses of calcium oxalate, are not uncommon.

The phloic sclerenchyma adjacent to the inner boundary of the cortex, consists of a continuous cylinder 2-7 layers of fibers in the shoots that are one year old. This cylinder of fibers becomes broken as the growth in thickness advances. The brachysclereids develop from the cortex as well as from the phloem parenchyma cells in the interrupted regions and complete the cylinder of sclerenchyma. The lumina of the fibers are highly reduced, but those of the brachysclereids are quite large and often contain solitary prismatic crystals of calcium oxalate. In *C. avellana* and *C. maxima*, the phloic sclerenchyma is more or less equally thick throughout the cylinder, but in *C. colurna* the patches of brachysclereids are nearly twice as thick as the rest of the fiber cylinder.

The sieve tube elements of the protophloem become obliterated, while the metaphloem cells are somewhat compressed, but not crushed. Some of the phloem parenchyma cells contain druses of calcium oxa-

Source : MNHN, Paris

late. Tannic substances occur in many of them. The secondary phloem is quite similar to that in *Tilia* stems (cf. Esau 1953, p. 395); it becomes banded by the formation of secondary phloem fibers. The cells containing mucilaginous and tannic substances are abundant in dilating phloem rays. The brachysclereids occur commonly in clusters or individually within the secondary phloem of *C. colurna* while they are rare in *C. avellana* and C. *maxima*.

In all three species, the wood is diffuse porous. The growth layers are sharply demarcated at their boundaries. Several growth layers were observed within a single annual ring in the stem wood of *C. maxima*. Due to the presence of aggregate rays, the growth layers are distinctly wavy in *C. avellana* and *C. maxima* while in *C. colurna* they are straight or obscurely wavy. The bulk of the secondary xylem consists of relatively thin-walled imperforate tracheary elements in *C. avellana* and *C. maxima* and of vessel elements and thick-walled tracheids in *C. colurna*. The vessel members form radiating rows, 2-10 cells in *C. avellana*, 2-12 cells in *C. maxima* and 2-6 cells in *C. colurna*. The aggregates of 2-5 pores occur in the spring wood of *C. avellana* and *C. maxima*. In *C. colurna*, pore aggregates consisting of 2-12 cells form 2-3 rows expanding tangentially. The cross-sectional outline of the vessel members is mostly polygonal, rarely rectangular in *C. avellana* and *C. maxima* while it is often rectangular and less frequently polygonal in *C. colurna*. The xylem rays are mostly uniseriate, seldom biseriate in *C. avellana*, all uniseriate in *C. maxima* and 1-3 seriate in *C. colurna*. As an average, there are 21 xylem rays per milimeter of stem section of *C. avellana* and *C. maxima* and 16 xylem rays per milimeter of stem cross-section in *C. colurna*. The heights of the xylem rays vary from 5 to 30 cells, but rays up to a height of 80 cells occur as the result of ray fusion in *C. avellana* and *C. maxima*. The xylem rays of *C. colurna* are 7-15 cells in height, or up to 50 cells or even more by fusion. With respect to the distribution of wood parenchyma, the stem sections of *C. avellana* and *C. maxima* again present a striking similarity. Both of these species have an apotracheal diffuse type of parenchyma which often becomes a metatracheal type (banded) in or near the summer wood of the growth layers. The wood parenchyma of *C. colurna* is apotracheal diffuse, often clearly metatracheal, seldom paratracheal scanty.

In all three species, the pith consists of an outer medullary sheath (Eames and Mac Daniels 1947) of thick-walled, elliptical small cells and an inner region of thin-walled, polyhedral, large cells. The cell size in the medullary sheath ranges from 8 to 41 microns. These cells bear prominently conspicuous simple pits on their walls and contain a large number of simple and compound starch grains. The medullary sheath was stained very deeply with safranin in all stem preparations. Central pith parenchyma cells vary from 35 to 105 microns and contain solitary or clustered crystals of calcium oxalate. The druses occur either singly or in pairs in the idioblasts, completely filling the cell cavity which seems to be devoid of protoplasm and starch grains; or they occur in large

Source : MNHN, Paris

pith parenchyma cells occupying 1 /3 to 1 /5 of the lumen and being accompanied by starch grains.

Calcium oxalate druses show considerable size variation from one species to the other and in different tissues of the same species. Fourty druses have been measured from the cortex, secondary phloem and pith of each species in order to study the size variation. The result of these measurements is summarized in Table I. The first figures represent the average values and the parenthetical figures show the minimum and maximum values for the longest axis of druses.

TABLE I. — COMPARISON OF THE SIZES (IN MICRONS) OF CALCIUM OXALATE DRUSES FROM 3-YEARS OLD STEMS

TISSUES	*Corylus avellana*	*Corylus maxima*	*Corylus colurna*
CORTEX	24.1 (16.9-33.8)	22.9 (10.4-41.6)	38.8 (20.8-67.6)
SECOND PHLOEM	11.7 (7.8-18.2)	12.7 (7.8-23.4)	15.0 (9.1-26.0)
PITH	22.9 (13.0-31.2)	21.7 (13.0-36.4)	26.5 (15.6-33.8)

A glimpse at the table shows the fact that in all three species the cortical druses are the largest ones, but those of the secondary phloem being the smallest ones. The average sizes of druses calculated from three different tissues of *C. avellana* and *C. maxima* are fairly close to each other, while the average sizes of druses in *C. colurna* are much larger than those of the former species. Likewise, the size fluctuation, particularly with respect to cortical druses, is very prominent in *C. colurna*. The frequency of the size classes are presented in three histograms (Fig. 1, A-C). The size classes of druses are indicated along the horizontal lines in terms of decimal groups, the frequencies of size classes along the vertical lines in terms of percentages. The size classes of phloem and pith druses fall into three groups (Fig. 1, A-B), those of the cortical druses into six groups (Fig. 1, C). The frequencies of the size classes follow each other fairly closely in *C. avellana* and *C. maxima*. The size classes of druses and their frequencies particularly in the cortical tissue of *C. colurna* (Fig. 1, C) fluctuate widely showing a pronounced deviation from those of *C. avellana* and *C. maxima*. The size of the calcium oxalate druses seems to have a diagnostic value at least for distinguishing *C. colurna* from the other two species. A broad survey of the occurrence and size variations of druses in other organs and tissues as well as a comparative survey of other species of *Corylus* may lead to finding further diagnostic features along this line.

SECONDARY XYLEM ELEMENTS: Certain characteristics of the xylem elements as observed in transverse sections of the stems were already

Source : MNHN, Paris

described above. The reader is also referred to the recently published atlas of GREGUSS (1959) for the descriptions and illustrations of the radial, longitudinal and tangential sections of the stem wood as well as of the wood elements. However, it was inevitable to survey the material in

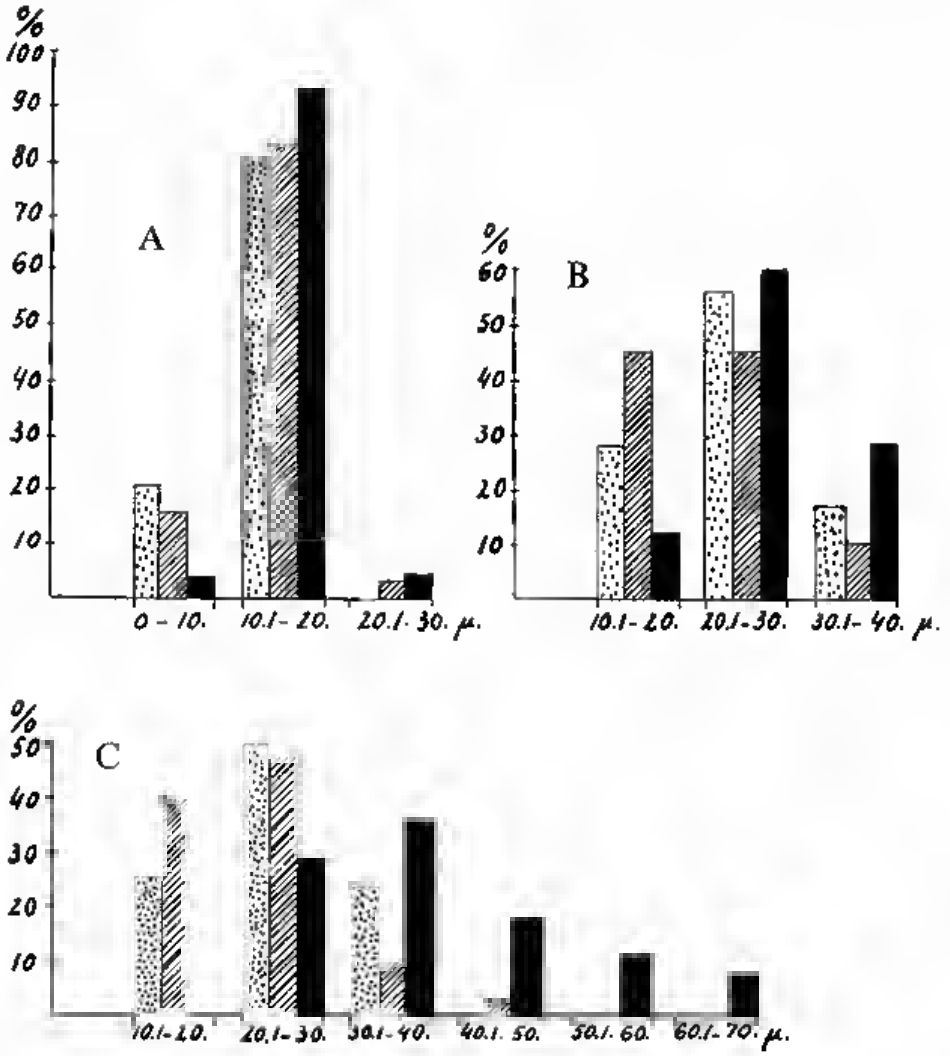


Fig. 1. — Histograms showing the frequencies of the size classes of calcium oxalate druses in stem tissues of three species of *Corylus*. Size classes in microns are indicated along the horizontal lines, their frequencies on the vertical lines. The stippled columns represent *Corylus avellana*, shaded columns *C. maxima* and the solid black columns stand for *C. colurna*. **A**, Druses of the secondary phloem; **B**, Druses of the pith parenchyma; **C**, Druses of the cortical parenchyma.

macerated state in order to study the size variation and the structural features of the secondary xylem elements.

The vessel members of all three species bear scalariform perforation plates. Vessel members with a simple perforation plate, occur often in *C. colurna*, very rarely in *C. maxima*. The end walls of the vessel

Source : MNHN, Paris

members are usually tapering, but rounded tips occur also. In some of the vessel members, one end may be pointed while the other may be rounded. The perforation plates are always sloping. The degree of obliqueness is more pronounced in the vessel members of *C. maxima* than in those of the other two species. Long, tapering, ligulate tips are characteristic for the vessel members of all three species. Bordered pits are crowded, particularly on the tangential walls, being often arranged in alternate, less frequently in reticulate patterns. The bordered pits of the vessel members in *C. colurna* are often expanded horizontally and arranged in a scalariform pattern resembling scalariform perforation plates. Reduced, slit-like bordered pits seem to be restricted to the vessel members of *C. maxima* only. The apertures of these pits are oblique with respect to the longitudinal axis of the vessel members. Helical tertiary thickenings in vessel members are found in all three species, although rather rarely in *C. maxima*. Vessel members intermediate between tracheids and true vessel elements occur in *C. avellana* and *C. colurna*. Such elements are very similar to tracheids with respect to their form and pitting, but they usually bear a single perforation plate on their lateral walls.

I have not seen any vessel member with reticulate perforation plates, but certain vessel members of *C. colurna* and *C. maxima* bear scalariform perforation plates with forking (simple branching) bars. The number of bars in the perforation plates varies even between two perforation plates of the same vessel member. However, the average number of bars and their minimum and maximum extremes seem to have diagnostic importance in the species concerned. I counted the bars of fifty perforation plates from each species. The number of bars varies from 3 to 10 in *C. avellana*, the average number being 6. The perforation plates in *C. maxima* have between 1-9 bars, averaging 5. These figures are fairly close to each other in the two species just named. In *C. colurna*, however, the average number of bars is 9, fluctuating from zero to 27. The frequencies of perforation bars in three species of *Corylus* are presented in a histogram (Fig. 2). The number of bars are marked along the horizontal line, their frequencies along the vertical line. This histogram shows that the vessel members bearing plates with seven bars occur most frequently in *C. avellana;* perforation plates with six and eight bars being next in frequency. In *C. maxima*, the most frequent number is five, the perforation plates with six and four bars coming next. The frequencies of bar numbers in *C. colurna* show two separate peaks, i. e. perforation plates with six bars occur most frequently, those with twelve bars being next. *C. avellana* and *C. maxima* show certain similar aspects while the frequency curve for *C. colurna* differs strikingly from both other species.

Tracheids are characterized by their tapering outlines, pointed tips and crowded, alternating bordered pits. The walls of the tracheids are evenly thick. In *C. maxima*, the tracheids sometimes exhibit rounded tips associated with a short ligula. Furthermore, the bordered pits of

Source : MNHN, Paris

the tracheids in this species are somewhat expanded laterally, resulting in face view in a slightly elliptical outline. A clear-cut distinction of the tracheids in *C. colurna* is not always possible due to the presence of imperforate elements, intermediate between tracheids, fiber tracheids and libriform wood fibers.

Fiber tracheids are evenly thin-walled, prosenchymatous cells bearing bordered pits with slit like apertures in all three species; they

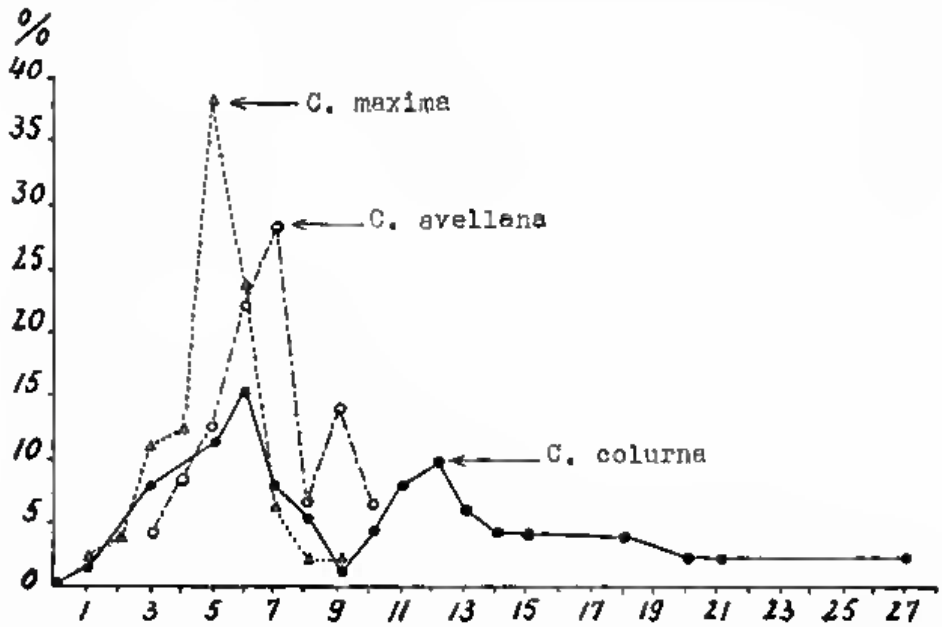


Fig. 2. — Histogram showing the frequencies of the perforation bars in the vessel members of three species of *Corylus*. The bar numbers are indicated along the horizontal line. Empty circles connected with dashed lines stand for *Corylus avellana*, triangles connected with dotted lines represent *C. maxima*, and solid circles connected by continuous lines represent *C. colurna*.

are the most abundant elements of the secondary xylem in *C. avellana* and *C. maxima*. Fiber tracheids with ligulate tips occasionally occur in *C. maxima*. The tips of the fiber tracheids in *C. colurna* are sometimes shaped irregularly. Most likely, such irregular tips deviating from regular slender tips result from the intrusive growth of the tips. The lateral walls adjacent to parenchyma cells are conspicuously cornered in *C. colurna*.

Libriform wood fibers are thick-walled; their pointed tips are occluded during secondary sclerosis. They bear highly reduced, oblique vestigial pits in *C. avellana* and *C. maxima* and possess simple pits or straight walls without pits in *C. colurna*. In the latter case, some wood fibers occasionally appear with minute transverse lines which may represent horizontally broadened, but eventually reduced simple pits.

Wood parenchyma consists of rectangular or tapering vertical elements with lignified, thick walls and simple pits. In *C. maxima*, they

Source : MNHN, Paris

TABLE II. — COMPARISON OF THE DIMENSIONS (IN MICRONS) OF SECONDARY XYLEM ELEMENTS IN THE STEMS OF THREE SPECIES OF *Corylus*

WOOD ELEMENTS	*Corylus avellana*	*Corylus maxima*	*Corylus colurna*
Vessel members	404 (194-518) × 27 (13-39)	352 (275-486) × 31 (16-47)	251 (128-453) × 24 (16-31)
Tracheids	428 (324-486) × 22 (16-29)	378 (308-502) × 16 (10-21)	244 (113-437) × 16 (10-23)
Fiber tracheids	567 (372-842) × 17 (12-30)	486 (389-680) × 16 (10-26)	360 (194-567) × 12 (8-16)
Libriform wood fibers	657 (518-778) × 8 (5-10)	631 (486-729) × 8 (5-10)	623 (518-730) × 8 (5-10)
Wood parenchyma	97 (78-114) × 10 (7-13)	64 (36-124) × 7 (4-13)	53 (36-78) × 11 (8-13)
Ray parenchyma	28 (16-38) × 25 (16-32)	36 (21-44) × 24 (13-36)	27 (21-36) × 18 (8-29)
Brachysclereids in xylem rays	none	none	18.5 (12.0-26.2)

Source : MNHN, Paris

are very narrow and resemble septate fibers, but a careful examination shows that they actually form superimposed vertical series. Fusiform parenchyma cells (Committee on Nomenclature, International Association of Wood Anatomists 1957, p. 16) are found in *C. avellana*. Some "supplementary fibers" (= Ersatzfasern in GREGUSS 1959, p. 17) occur in *C. colurna*. These living cells resemble fiber tracheids in outline, but are very short and bear simple pits and slit-like, oblique bordered pits on their thick secondary walls.

Ray parenchyma consists of rectangular cells with thick walls in *C. avellana* and *C. maxima*, and relatively thin walls in *C. colurna*. The marginal cells of the rays are wedge-shaped. Some of the ray parenchyma cells of *C. colurna* contain solitary crystals of calcium oxalate. The secondary xylem of *C. colurna* differs considerably from the other two species due to the presence of brachysclereids, particularly in multiseriate rays. These brachysclereids are characterized by conspicuously lamellated walls with ramifying pit canals and highly reduced lumina. Some of them are cubical, but many of them exhibit also irregular shapes. Their diameters vary from 12.0 to 26.2 microns, averaging 18.5 microns.

The sizes of wood elements are summarized in Table II. For obtaining the length dimensions, the tracharey elements were measured from tip to tip. The average measurements are based on 15-20 measurements for each element. The first figures given for each wood element represent the average length, followed by minimum and maximum lengths in parentheses. The second set of figures separated by (X), represents the average widths of wood elements (with the exception of ray parenchyma cells), followed by minimum and maximum widths in parentheses. The second set of figures given for the ray parenchyma represents the heights of these cells.

C. avellana has the longest wood elements, *C. maxima* possesses shorter ones; the shortest elements are found in *C. colurna* as seen in Table II. In other words, there is a progressive decrease in the length of wood elements from *C. avellana* through *C. maxima* to *C. colurna*. One expects to find a progressive increase in the width of the wood elements parallel to the sequence of reduction but this is not the case. On the contrary, the average width of vessel members tracheids and fiber tracheids in *C. colurna* is smaller than widths given for these elements in *C. avellana*. In all three species, the width of libriform wood fibers is constant. The length of wood parenchyma cells shows a definite reduction from 97 microns in *C. avellana* to 64 microns in *C. maxima* and to 53 microns in *C. colurna*, but their widths (10, 7 and 11 microns respectively) do not show any sequence towards reduction or increase. Although the dimensions of wood elements exhibit much variation in each species, the figures given for the widths of wood elements in *C. colurna* and *C. maxima* are fairly close to one another.

Source : MNHN, Paris

MORPHOLOGY AND HISTOLOGY OF THE FOLIAGE LEAVES

The leaves are simple, alternate, dark-green above, pale green beneath. Very young leaves, while enclosed within the buds are folded along the midribs and accompanied by stipules (EICHLER 1878, 2: 16, fig. 7 E). At this stage, the leaves are almost entirely covered with soft silvery grey hairs. As the leaves emerge from the buds, they unfold and expand, loosing their stipules as well as most of the hairs even before reaching the ultimate mature size. However, the hairs remain along petioles and major veins on the abaxial side of the leaves. The leaves of *C. avellana* and *C. maxima* are quite similar to one another, in both species being roundish ovate to broad ovate in outline, abruptly acuminate at apex and cordate at base. The margins are doubly serrate and slightly lobulate. The lamina is 5-12 cm. long, 3-10 cm. broad in *C. avellana:* 7-14 cm. long and 5-10 cm. broad in *C. maxima*. The leaves of *C. colurna* are ovate to broadly ovate, very rarely obovate in outline, acute to cuspidate at apex and cordate to oblique cordate at base. Margins are doubly serrate or crenate serrate, often lobulate. The lamina is 5-19 cm. long and 5-14 cm. broad.

TRICHOMES: Particularly young developing organs are densely covered by various types of trichomes derived either directly from the epidermis or both from epidermis and cortex. Most trichomes are shed as the organs mature, but a considerable amount of trichomes remains on the veins of the abaxial leaf surfaces, around petioles and young twigs, on the involucral bracts and at the nut tips. Trichomes on the foliage leaves of *Corylus* species under study present the following types:

1) *Unicellular simple trichomes*, varying in length from 40 to 143 microns. These trichomes have a bulbous base usually embedded in the epidermal layer and a long, gradually tapering body terminating in a pointed tip (Fig. 3, F). The lumen is completely reduced in the upper 1/2-2/3 portion of the body as the result of secondary wall thickening. The basal portions of simple trichomes often retain the protoplast.

2) *Septate simple trichomes*, being very similar to the first type, but at the basal portions showing a multicellular condition, resulted from cell divisions within the reduced lumen after the secondary wall formation in the originally unicellular trichome has taken place. Septate simple trichomes also have a bulbous base embedded in the epidermal layer and a tapering body having 2-4 cells at its 1/3-1/4 basal portion. The upper portion of the body consists of a secondary wall without lumen (Fig. 3, E). The septations of these trichomes are much thinner than the lateral walls and do not exhibit secondary thickening. Septate simple trichomes are from 160 to 610 microns long, their average length being 390 microns in *C. avellana*, 413 microns in *C. maxima* and 295 microns in *C. colurna*. The cells of septate trichomes are living and contain some

Source : MNHN, Paris

chloroplasts. Obviously, septate trichomes of *Corylus* are very distinct from familiar multi-cellular unbranched trichomes such as the staminal hairs of *Tradescantia* in which the trichome consists of a single row of cells with equally thick primary walls.

3) *Tufted trichomes* which seem to be a cluster of unicellular simple trichomes. They are very similar to the tufted hairs of *Quercus* (cf. Esau 1953, p. 154, fig. 7, 8, C). This type is particularly abundant on the leaves and involucral bracts of *C. avellana* var. *grandis* and *C. maxima* var. *atropurpurea*.

4) *Capitate glandular trichomes* are multicellular but much smaller than unicellular—or septate simple trichomes. These trichomes consist of a short stalk and a head of radiating secretory cells (Fig. 3, A-D) which secrete a resinous substance. Their total length varies from 36 to 76 microns, average length being 57 microns in *C. avellana*, 49 microns in *C. maxima* and 52 microns in *C. colurna*. The diameter of the head measures, as an average, 30 microns.

5) *Club-shaped glandular trichomes*, also multicellular, usually occurring along veins of the abaxial leaf surface (Fig. 3, H). These trichomes are 42 to 70 microns long and 14 to 39 microns thick in the upper portion of the body which tapers towards the base. On top, they bear 1-4 secretory cells.

6) *Conical glandular trichomes*, 30-40 microns long and about 25 microns thick at base, tapering slightly towards the apex (Fig. 3, I). These trichomes seem to represent a type intermediate between trichomes and emergences since the base of the conical trichomes is formed by divisions of subepidermal cells (cf. Netolitzky 1932). Conical glandular trichomes occur in *C. colurna* more commonly than in the other two species.

7) *Glandular emergences* with a long, conspicuous body derived from epidermal and subepidermal layers and a head consisting of many secretory cells. Resinous and mucilaginous secretions accumulate on the head and appear dark brown to black. These glandular emergences are from 0.4 to 3 mm. long, but in *C. colurna* var. *glandulifera* they measure up to 4 mm. The head diameter varies from 50 to 195 microns. A noteworthy feature of these glandular trichomes is the fact that they are photo-synthetic. The ground tissue as well as the epidermis of the emergences contain chloroplasts (Fig. 3, G). Spicular trichomes which represent the most abundant trichome type in *C. rostrata* Ait. var. *californica* A. DC. are not present in the species I am dealing with in this paper.

Epidermis: The epidermis is uniseriate, bearing a cuticle 2 microns thick. There are certain pronounced differences between the juvenile

Source : MNHN, Paris

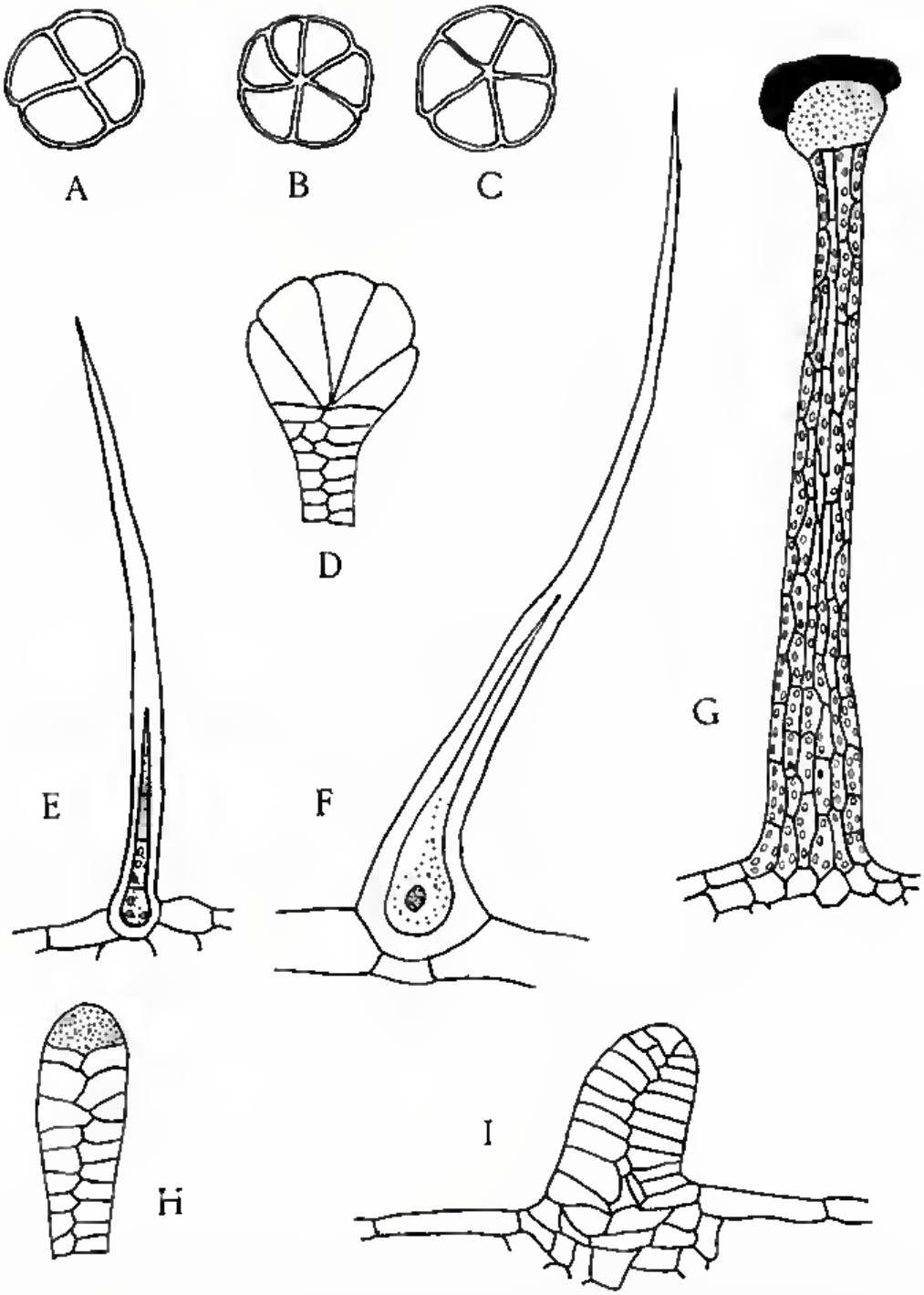


Fig. 3. — Camera lucida drawings showing the types of trichomes which occur in *Corylus* leaves ; **A–C**, Tap views of capitate-glandular trichomes from the petiole of *Corylus avellana* showing the radiating secretory cells, 1 000 × ; **E**, A septate simple trichome from the abaxial side of a leaf of *C. avellana*, 335 × ; **F**, A uniceliular simple trichome from the petiole of *C. colurna*, 335 × ; **G**, A glandular emergence of *C. colurna*. Glandular head is stippled, secretory depasit in black. 230 × ; **H**, A club-shaped glandular trichome from the leaf of *C. avellana*, 1 000 × ; **I**, A conical glandular trichome from the leaf of *C. colurna*, 1 000 ×.

Source : MNHN, Paris

leaves of seedlings and the mature leaves of adult plants with respect to the form of the epidermal cells proper. Seen in face view, the anticlinal walls of the epidermal cells are undulate on the abaxial as well as adaxial sides of the fully grown juvenile leaves (fig. 4, A-C, fig. 5, F). The abaxial epidermal cells are usually elongated in one direction; their length varies from 28 to 75 microns as measured in face view. The stomata are confined to the abaxial surface and distributed irregularly. They are of ranunculaceous type and each stoma is accompanied by 4-6 subsidiary cells (Fig. 4, A and C). This type of stomata is designated as anomocytic type by METCALFE and CHALK (1957, vol. I, P. XV.). The anticlinal walls of the subsidiary cells are mostly straight in juvenile leaves and usually smaller than the adjacent epidermal cells (fig. 4, C). The stomata are situated at the same level as the epidermal cells. The length of the guard cells ranges from 23 to 29 microns, the width from 7 to 10 microns. The adaxial epidermis of juvenile leaves also exhibit undulations although this feature is less pronounced in *C. avellana* (fig. 4, B) than in *C. maxima* and *C. colurna*. Adaxial epidermal cells in the juvenile leaves of *C. avellana* and *C. maxima* measure 39 to 65 microns in length and 13-28 microns in width as seen in face view. The ratio between the epidermal cells and the underlying palisade parenchyma is either 1/8 or 1/9 in both species (fig. 4, B). The adaxial epidermis of the juvenile leaves of *C. colurna* is quite heteromorphic due to the presence of more or less isodiametric undulate, stellate and rectangular cells, the last type being restricted to the regions along major veins. The diameters of the cells vary from 26 to 36 microns as measured in face view. Palisade parenchyma cells are divided lengthwise, the daughter cells remaining attached in pairs (fig. 5, F). The ratio between epidermal cells and palisade parenchyma cells is 1/22.

The abaxial epidermal cells of mature leaves from adult plants are characteristically undulate, but the adaxial epidermal cells are rectangular (in *C. avellana* and *C. maxima*) or polygonal (in *C. colurna*) with straight anticlinal walls. In *C. colurna*, the abaxial epidermis of adult leaves also has typically stellate cells with 4-6 arms extending radially (fig. 5, G). Stellate epidermal cells were not observed in *C. avellana* and *C. maxima*. The undulated epidermal cells are elongated in one direction, measuring from 18 to 57 microns in face view. The subsidiary cells of stomata may be straight walled or undulate. They contain mucilaginous substances (fig. 4, D and fig. 5, G). The dimension range of guard cells is the same as stated earlier. The stomata are slightly raised above the surface of the epidermal layer in *C. avellana*, but appear at the same level with the rest of the epidermis in *C. maxima* and *C. colurna* as seen in transverse leaf sections. The outer ledges of the guard cells are well developed forming a front cavity, but the inner ledges are hardly detectable in transections.

Adaxial epidermal cells of the adult leaves vary considerably in form (fig. 5, E and H), but the anticlinal walls are mostly straight. Mucilaginous epidermal cells are distributed at random, however, elongated

Source : MNHN, Paris

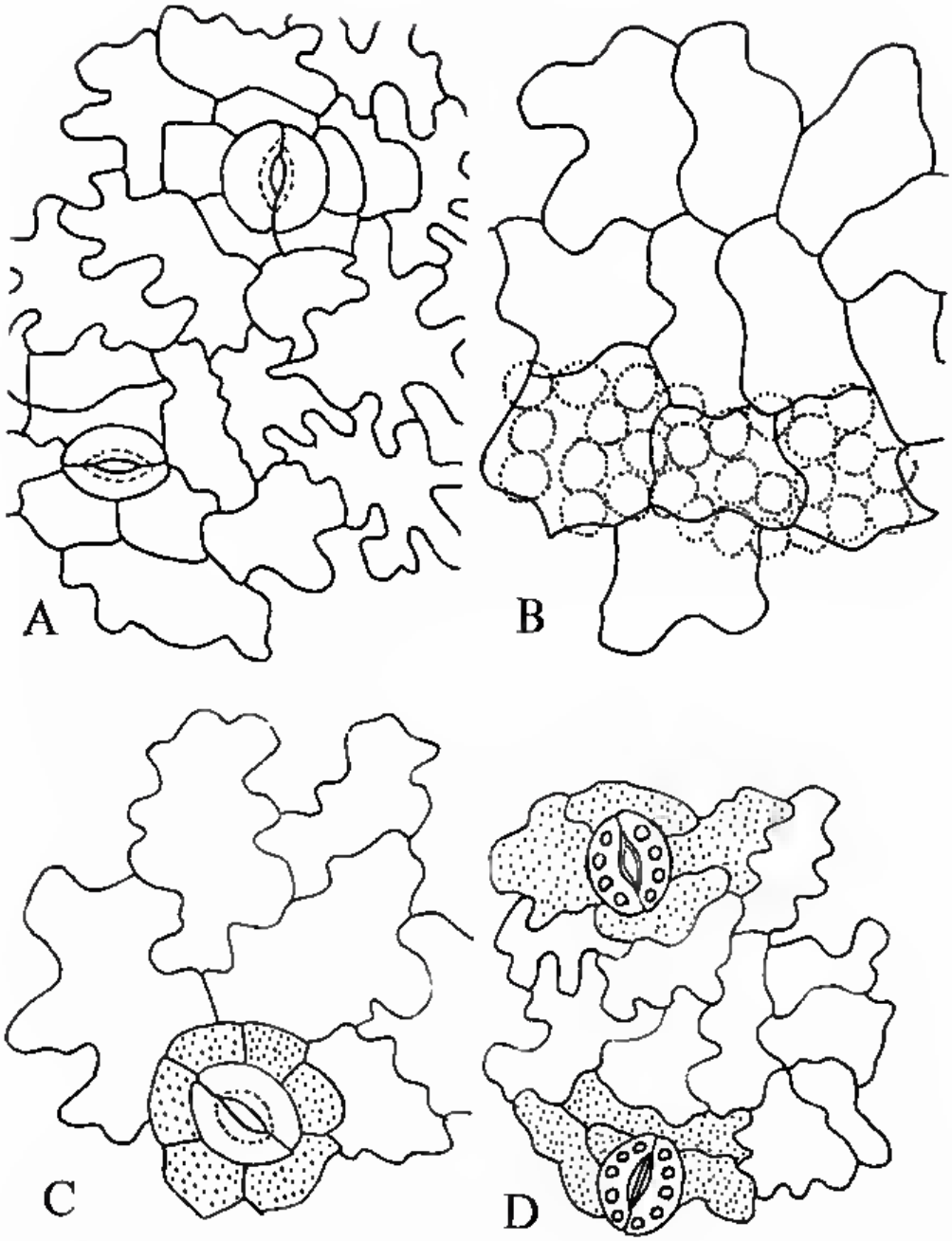


Fig. 4. — **A–D**, Camera lucida drawings of epidermis as seen in face view; mucilaginous subsidiary cells are stippled. All drawings 800 ×. — **A**, Abaxial epidermis of the juvenile leaf from a seedling of *C. avellana*; **B**, Adaxial epidermis of the juvenile leaf of *C. avellana*; dotted circles represent top views of palisade cells; **C**, Abaxial epidermis of the juvenile leaf from a seedling of *C. maxima*. Note straight walls of subsidiary cells; **D**, Abaxial epidermis from the mature leaf of an adult plant of *C. maxima*. Note undulated walls of subsidiary cells.

Source : MNHN, Paris

rectangular cells over major veins always contain mucilaginous substances (fig. 5, E). Epidermal cells which are in contact with idioblasts containing calcium oxalate druses exhibit prominent wall thickenings all around. The length of the adaxial epidermal cells extends from 18 to 57 microns and their width from 9 to 28 microns. The ratio between epidermis and palisade varies from 1/8 to 1/14 in *C. avellana* and from 1/7 to 1/17 in *C. maxima*. This ratio varies from 1/11 to 1/13 in *C. colurna* which is fairly close to the half of 1/22 ratio given for the juvenile leaves of this species. Undivided palisade cells of adult leaves explain this correlation (cf. fig. 5, F and H).

Mesophyll: Commonly a single layer of cells constitutes the palisade on the adaxial side, but the sun leaves show the tendency to form a regular second layer. The palisade occupies 1/4 of the leaf thickness. Idioblasts containing calcium oxalate druses occur in the palisade layer. Such cells appear as bright dots when a leaf is examined with a hand lens against a light source. Foster (1956) in his classification of plant idioblasts, has included these idioblasts under "excretory idioblasts". The spongy parenchyma consists of cells irregularly shaped, with prominent intercellular spaces between. It occupies 1/2 of the leaf thickness. Druses and solitary crystals occur in spongy parenchyma.

Vascular System : The primary vein which traverses the lamina from base to tip projects prominently on the abaxial side of leaf. This midrib is hairy on both sides of the leaf, but more densely so on the lower side. The vascular bundle of the midrib is collateral; it appears crescent-shaped or closed cylindrical in transections. A limited amount of secondary growth takes place in the vascular strand of midribs. In transectional view, the tracheary elements are arranged in radial rows. The sclerenchymatous sheath around the bundle is a continuous tissue. In crescent-shaped vascular bundles, the bundle sheath sclerenchyma reaches the edges of the crescent and partly invades the parenchymatous pith of the bundle in *C. avellana* and *C. maxima*. In *C. colurna*, however, fibers of the sclerenchyma sheath reach the "mouth" of the crescent, but de not "enter" the pith. Subepidermal collenchyma is well developed on both abaxial and adaxial sides of the midrib. Large parenchyma cells containing chloroplasts and calcium oxalate crystals, constitute the cortex between collenchyma and sclerenchyma tissues. The secondary and tertiary veins are enclosed by the bundle sheath. These veins also project on the abaxial side of the leaf. Bundle sheath extensions which are strongly developed in *C. avellana* and *C. maxima* consist of 1-3-cell layers of lignified sclerenchyma and connect the veins with upper and lower epidermises. In *C. colurna*, however, bundle sheath extensions are only weakly developed and the thick-walled sclerenchyma cells are not lignified.

The pattern of major venation in *Corylus* leaves is craspedodromous (Ettinghausen 1861), i.e. secondary veins follow a direct course towards

Source : MNHN, Paris

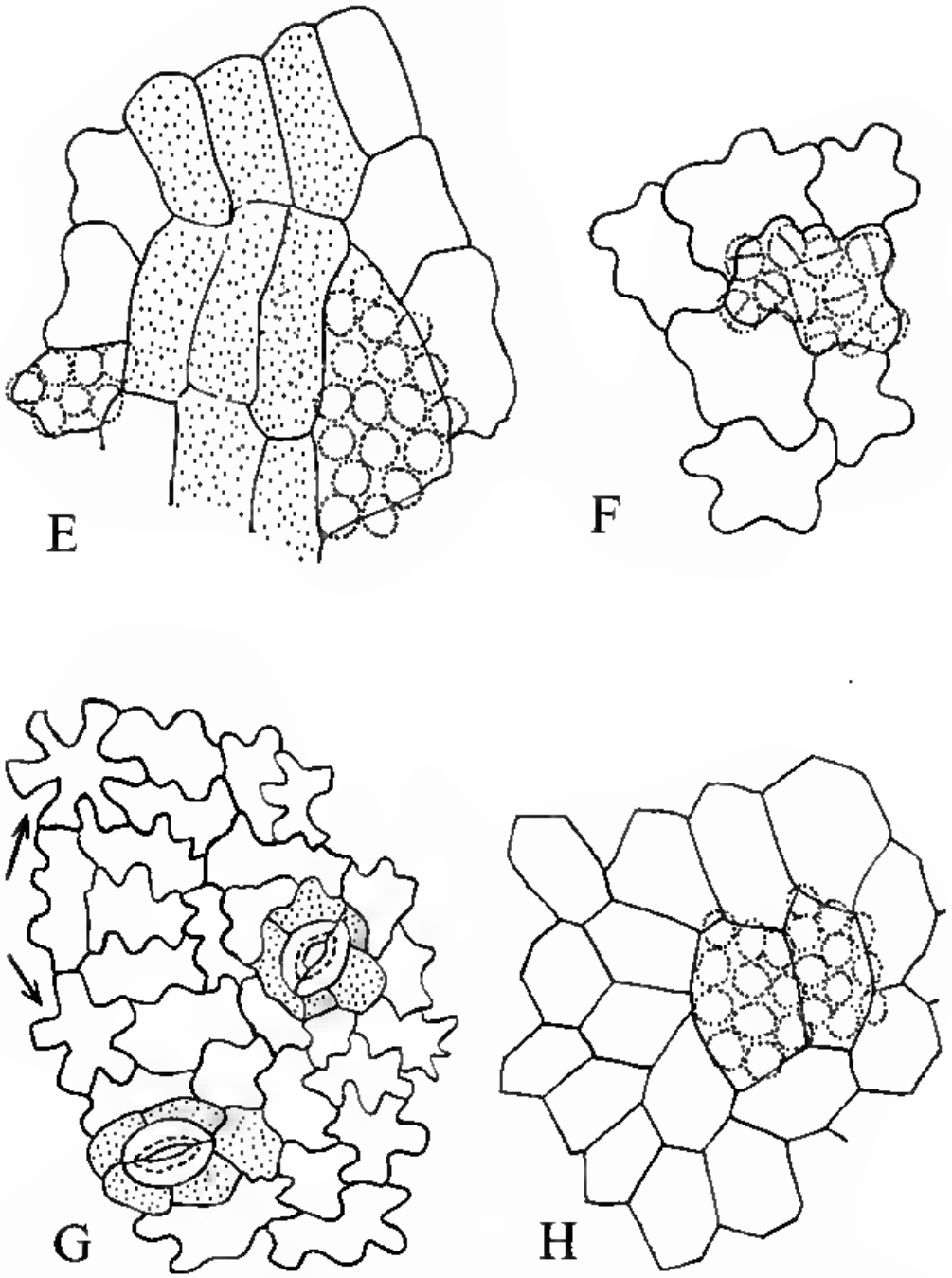


Fig. 5. — **E-H,** Camera lucida drawings of epidermis as seen in face view; mucilaginous epidermal and subsidiary cells are stippled. All drawings 800 ×. — **E,** Adaxial epidermis of a mature leaf from an adult plant of *C. maxima;* dotted circles represent top views of underlying palisade cells; **F,** Adaxial epidermis of the juvenile leaf from a sucker of *C. colurna;* the top view of the underlying palisade cells is shown with dotted circles divided in halves, i. e. each circle represents a pair of palisade cells remaining attached; **G,** Abaxial epidermis from the mature leaf of an adult plant of *C. colurna;* stellate epidermal cells are indicated by arrows; **H,** Adaxial epidermis from mature leaf of *C. colurna* showing the polygonal epidermal cells and their relation to palisade cells beneath; each dotted circle represents a single cell as contrasted to a pair of cells in Fig. 5, F.

Source : MNHN, Paris

the leaf margin and terminate in marginal lobes. The veins of the first, second and third categories are considered to constitute the major venation of leaves (PRAY 1954). The pattern of major venation is essentially similar in juvenile and adult leaves. The secondaries are rarely opposite near the lamina base, but mostly alternate each other along the primary vein resulting a typical pinnate venation pattern. The number of secondaries varies between 7 to 9 pairs in *C. avellana* and *C. maxima* and between 5 to 12 pairs in *C. colurna*. These variations in the number of secondaries hold true also for the smallest as well as the largest leaves examined in a wide range of herbarium material. Most likely, the variation in the dimensions of leaf blades resulted from an increase or decrease in the sizes of intercostal areas and ultimate areoles rather than an increase or decrease in the number of veins (PRAY 1955, a and b). In *C. avellana*, the secondaries near the lamina base diverge from the primary vein at an angle of 35—60°, those near the apex of lamina at an angle of 15—30°. The basal secondaries diverge at an angle of 45—95°, those near the blade apex extend at an angle of 15—30° in *C. maxima*. The basal secondaries in *C. colurna* are disposed of at 35—90° and the uppermost secondaries at 18—25°.

Tertiary veins diverge from the basiscopic side of secondaries at an angle of 25—35° and follow a slightly curved course towards the lamina edges, terminating in marginal teeth. Usually, there are 5 to 8 tertiaries extending unilaterally from the first pair of basal secondaries. The number of tertiaries fluctuates considerably between the members of the same pair of secondaries. The subsequent secondaries in acroscopic direction give rise to a progressively diminishing number of tertiaries. No tertiaries develop from the uppermost four to five pairs of secondaries. Tertiary veins bifurcate submarginally, branches running along the margin in short distances and giving rise to minor veins of the 4th, 5th and 6th categories. In juvenile leaves from seedlings and sucker shoots, the xylem of secondary and tertiary veins primarily contains spiral tracheary elements.

Minor venation of juvenile leaves exhibits certain anatomical differences from that of adult leaves. The description of minor venation in juvenile leaves given below is based on first juvenile leaves from young seedlings of *C. avellana* and *C. maxima* and the juvenile leaves produced by rare suckers of *C. colurna*. Strong similarity regarding morphology and venation patterns in seedling and coppice-shoot leaves of *Lacunaria* was described by FOSTER (1951). Hence, for the time being, I am using the sucker leaves of *C. colurna* for the comparison of minor venation of juvenile leaves while expecting to examine the seedling leaves of this species when such material becomes available to me.

Veins of fourth, fifth and sixth categories and vein endings (ultimate veinlets) which terminate freely in mesophyll, constitute minor venation that forms the reticulum. Quaternary and quinquenary veins often arise directly from secondary or tertiary veins, although generally, each category of vein gives rise to the veins of the subsequent category.

Source : MNHN, Paris

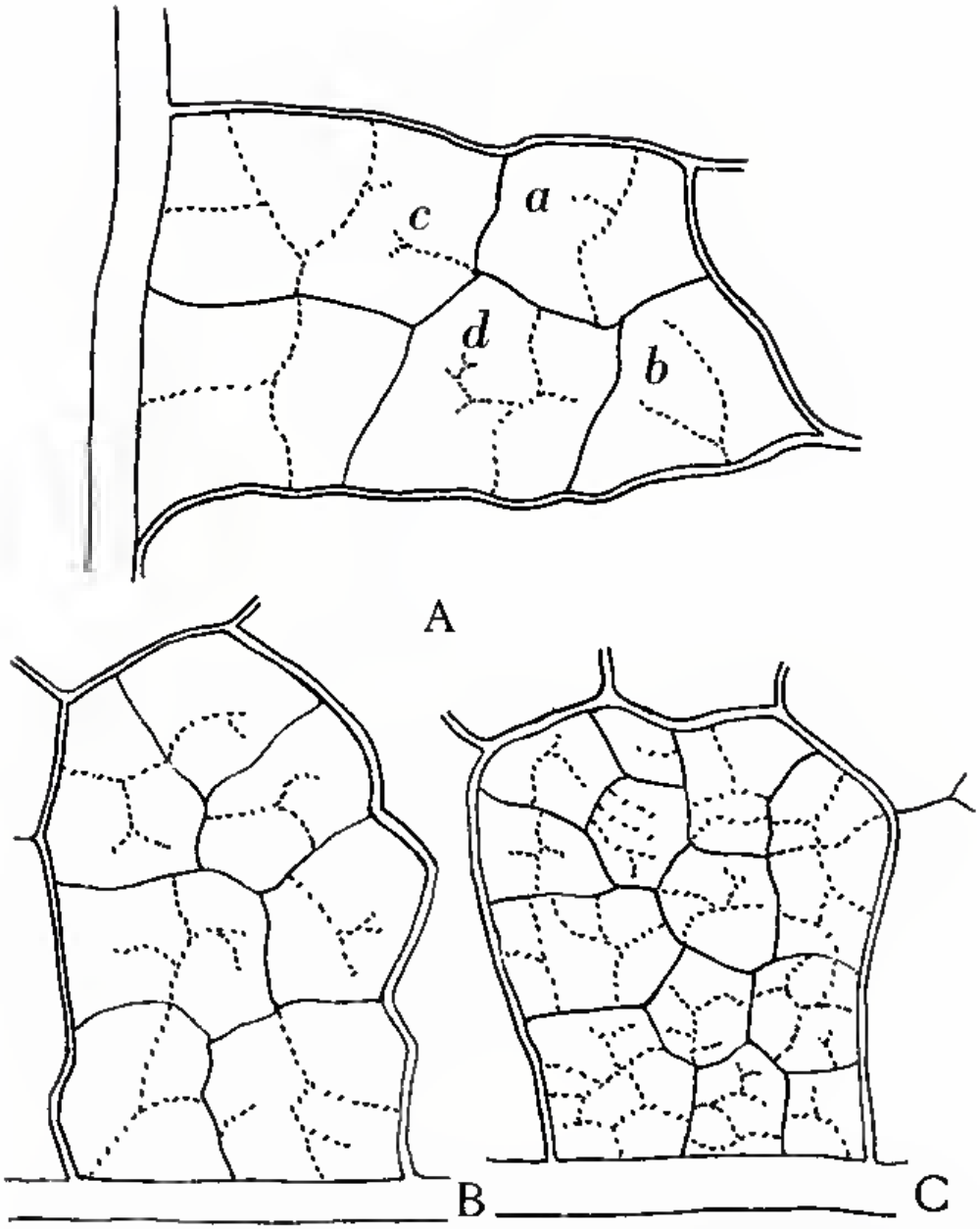


Fig. 6. — **A–C**, Camera lucida drawings showing interquaternary panels and their subdivisions formed by minor veins in juvenile leaves. Broad double lines represent secondary veins, narrow double lines the quaternaries. Solid single lines indicate quinquenary veins. Veins of sixth category and vein endings are shown by dotted lines. 35 X. — **A**, from the first juvenile leaf of a seedling of *C. avellana*; *a* = an unbranched vein ending, *b* = a simple, basal dichotomy, *d* = a multiple dichotomy; **B**, from the first juvenile leaf of a seedling of *C. maxima*. Note the striking similarity with preceding figure; **C**, from a juvenile leaf of a sucker shoot of *C. colurna*. Note the prominent decrease of actual smallest distance from vein to vein, also the frequent formation of loops by the veins of sixth category.

Source : MNHN, Paris

Quaternary veins form interquaternary panels which are shown in fig. 6, A-C. Interquaternary panels are mostly polygonal, less frequently irregular rectangular. They are subdivided into a network of areoles formed by quinquenaries and veins of sixth category. Quaternaries which extend near the blade margins terminate in teeth. Interquaternary panels and their subdivisions are strikingly similar in *C. avellana* and *C. maxima* (fig. 6, A-B), except that the ultimate areoles are slightly larger in *C. avellana*. The long axis of ultimate areoles varies from 324 to 1344 microns in *C. avellana*, from 372 to 994 microns in *C. maxima*, while the short axis measures from 194-405 microns in the former species and 226-421 microns in the latter. Ultimate areoles in *C. colurna* are considerably smaller, the long axis being 194-421 microns, the short one 145-324 microns. Furthermore, the ultimate areoles are somewhat loop-shaped, although many are polygonal. Vein spacing in juvenile leaves of *C. colurna* is much smaller than it is in the other two species.

Actually, vein endings represent branches of veins of sixth category, but they also arise from veins of lower categories. Vein endings may be unbranched or 1-3 times dichotomously branched. Repeated bifurcation usually involves only one shank of the veinlet. Dichotomous branching may either take place near the attachment of the veinlet to the vein of the preceding category or more distally (fig. 6, A). Unbranched vein endings are rather common in *C. colurna* (fig. 6, C). Ultimate tips of vein endings consist of one or two spiral tracheids accompanied by thin-walled prosenchymatous cells whose nature could not be determined in cleared material. The length of vein endings measures 129-680 microns in *C. avellana*, 128-583 microns in *C. maxima* and 111-428 microns in *C. colurna*.

Minor venation of adult leaves consists of vascular bundles of fourth, fifth, sixth and seventh categories and vein endings in all three species. The presence of an additional category of minor veins is a distinct feature from the vasculation of juvenile leaves. Apparently, veins of sixth category, described for juvenile leaves, branch further and give rise to veins of seventh category. The anastomosis of the latter is primarily responsible for the formation of the ultimate areoles. Quaternaries derived from secondaries traverse the intercostal areas and connect subsequent secondaries with each other. Interquaternary panels are often irregularly rectangular, rarely triangular or variously shaped as the result of branching of quaternaries. Interquinquenary areoles are irregularly rectangular or polygonal. Photomicrographs presented in fig. 7, A-D in part show interquinquenary areoles. In general, minor veins of adult leaves seem to branch and anastomose more frequently than those of juvenile leaves. Consequently, the vascular reticulum of adult leaves exhibit a very complicated pattern as seen in fig. 7, H especially. Ultimate areoles are delimited by veins of seventh category partially in collaboration with minor veins of other categories. Ultimate areoles are variously polygonal in shape, but may also be rounded as in *C. colurna*. In *C. avellana* and *C. maxima*, the ultimate areoles may or may not be provided

Source : MNHN, Paris

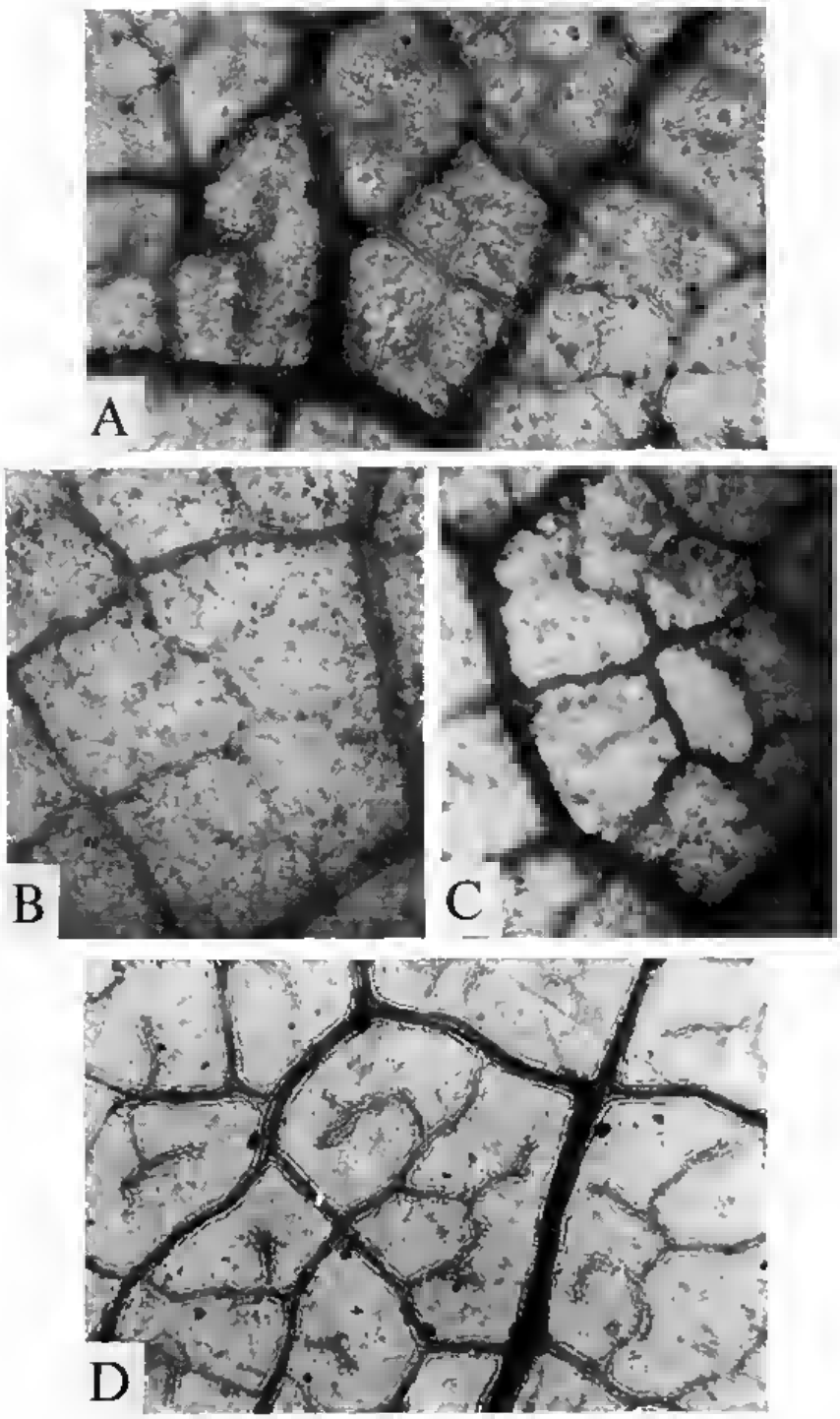


Fig. 7. — **A-D,** Photomicrographs showing anastomosis of minor veins and the structure of vein endings in cleared portions of adult leaves. Material was cleared in KOH solution and stained with safranin. Darkly stained heavy bundles are quinternary veins. 75 ×. — **A,** Minor venation of *C. avellana*. Interquinternary areoles are shown partly; **B,** Rectangular and triangular ultimate areoles in *C. maxima*. Nota unbranched vein endings terminating blindly in the mesophyll of ultimate areoles; **C,** Polygonal areoles in *C. maxima*. Note hexagonal ultimate areole without a vein ending near the center of picture; **D,** A portion of an interquinternary areole and its subdivisions in *C. colurna*. Note dichotomous branching of vain endings and their curvatures.

Source : MNHN, Paris

with a vein ending, while in *C. colurna* most of them are provided with a freely terminating vein ending.

The length of ultimate areoles measures 162-350 microns in *C. avellana*, 194-437 microns in *C. maxima* and 178-518 microns in *C. colurna*. The width ranges from 48 to 168 microns in *C. avellana*, from 129 to 259 microns in *C. maxima* and from 81 to 243 microns in *C. colurna*.

Vein endings in mature leaves of *C. avellana* and *C. maxima* exhibit two types : the unbranched type, stout and straight, and the branching type, slender, bifurcating once or twice. The very tips of both types of vein endings consist of a cluster of short spiral tracheids surrounded by a sheath of large and isodiametric parenchyma cells. Terminal tracheids in *C. avellana* and *C. maxima*, are 25,0-39,6 microns long and 7,8-13,5 microns thick. Individual unbranched vein endings often anastomose and form triangular areoles between. The point of convergence between these bundles is crowded by numerous stout tracheids. Vein endings in adult leaves of *C. colurna* are rather long and slender. Unbranched veinlets occur very rarely. If present, they are often horn-shaped. Branching veinlets bifurcate 1-3 times and the adjacent branchlets of two separate vein endings often anastomose and give rise to loop-shaped areoles (fig. 7, D). Veinlet tips in *C. colurna* consist of two spiral tracheids which are 20,8-52,4 microns long and 5,2-10,4 microns thick. Vein endings of *C. colurna* are ensheathed by isodiametric parenchyma cells. Occasionally, idioblasts containing druses of calcium oxalate are in contact with vein endings, but as far as I could observe, such idioblasts do not exhibit any particular pattern of distribution with respect to minor venation.

Histology of petioles : Petioles are more or less cylindrical in form and densely pubescent or glandular-setose all around. Those of fully mature leaves of *C. colurna* loose most trichomes and emergences and become glabrous. The petiole length ranges from 5 to 18 mm in *C. avellana* and *C. maxima*. Petioles of *C. colurna* are much longer, ranging from 1 to 6 cm.

In this paper, the comparative histology of petioles is based on "Coupe caractéristique" (Petit 1887), i.e. transverse sections through distal ends of petioles. However, transverse sections through the middle portions of petioles have also been examined in order to check, at different levels of the petioles, the structural variation of the vascular bundles. In *C. avellana* and *C. maxima*, the epidermal cells are relatively thin-walled. The outer tangential walls of epidermal cells are 2,6-3,9, radial walls 1,5-2 microns and the inner tangential walls adjacent to the subepidermal collenchyma 2,6-3 microns thick. The epidermal cell walls in the petioles of *C. colurna* are considerably thicker, lumina being reduced. The outer tangential walls of the epidermal cells in this species exhibit distinct laminations, their thickness varying from 5,2 to 10,4 microns. The radial walls are 2,6-3,9 microns, the inner tangential walls 3,9-5,2 microns thick.

Source : MNHN, Paris

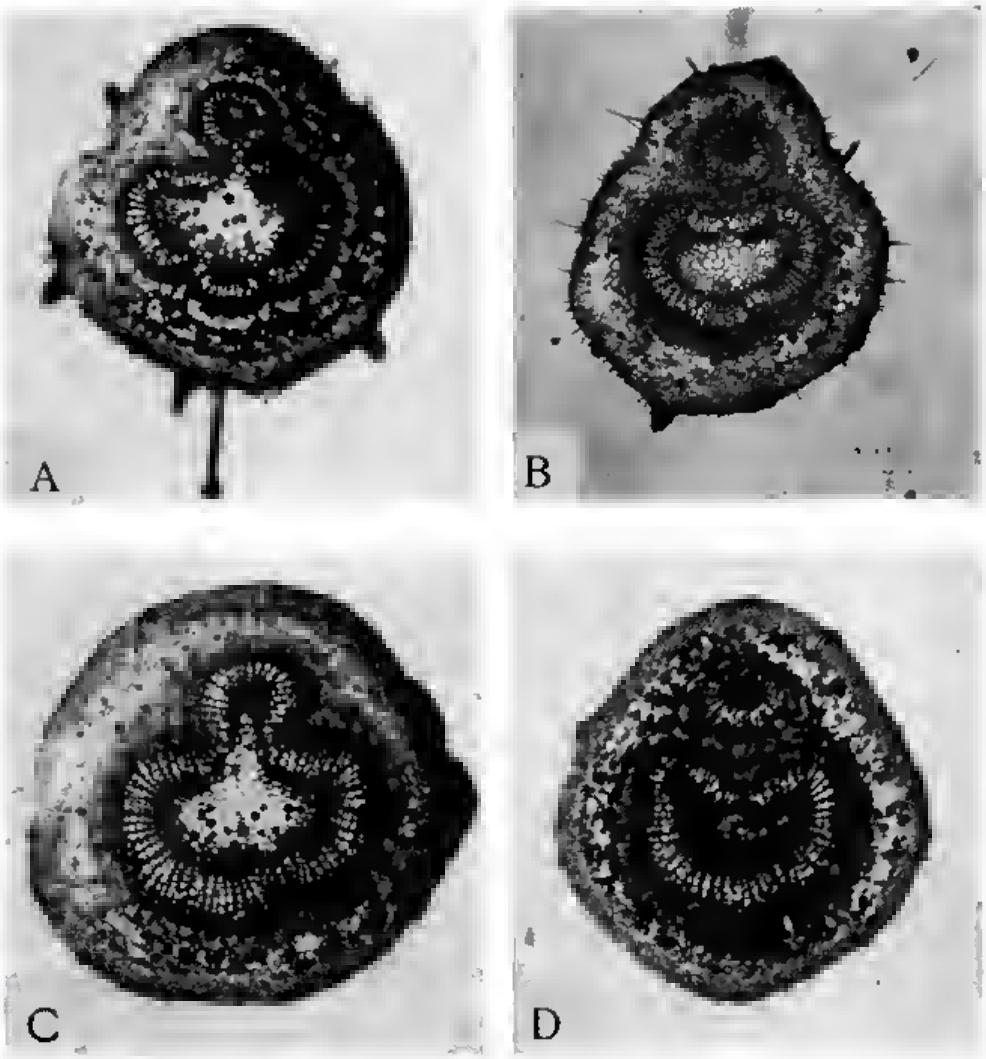


Fig. 8. — **A–D**, Photomicrographs showing transverse sections of petioles. All pictures are oriented with the adaxial side upward. 50 ×. — **A**, "Coupe charactéristique" of *C. avellana*. Note tripartite condition on the abaxial side of the main bundle and the arch-shaped accessory bundle on the adaxial side. Dark projections around the section are the bases of broken glandular emergences, a complete emergence is extending on the lower side; **B**, "Coupe charactéristique" of *C. maxima* showing the main vascular bundle with reniform outline and cylindrical accessory bundle; **C**, Transverse section through the middle portion of the petiole of *C. colurna* showing the continuity of the main vascular bundle with the arch-shaped accessory bundle; **D**, "Coupe charactéristique" of the same petiole of *C. colurna*, showing the cylindrical form of the accessory bundle and the reniform outline of the main vascular bundle.

Source : MNHN, Paris

Cortical collenchyma consists of 4-7 layers of cells with equally thickened walls. Collenchyma cells contain chloroplasts and starch grains throughout; the innermost cells contain crystals of calcium oxalate in addition. Collenchyma cells are capable of regeneration. Cork cambium originates from the middle layer of cortical collenchyma, giving rise to a periderm of several cell layers in places where the epidermis is torn as the result of secondary growth in the vascular bundle of the petiole.

Cortical parenchyma has 5-8 cell layers. Idioblasts containing druses of calcium oxalate and cells containing phlobaphene compounds are abundant. In *C. colurna*, the innermost cells of the cortical parenchyma bordering the sclerenchyma ring are thick-walled and transversely elongated. In *C. maxima*, however, innermost one or two layers of cells contain tannic material and form a dark sheath around the sclerenchyma ring.

The vascular tissue of the petiole forms a closed bundle, elliptical or reniform in outline. The main vascular bundle at the level of the " coupe caractéristique" is accompanied by an arch-shaped accessory bundle in *C. avellana* (fig. 8, A) and by a closed cylindrical bundle in *C. maxima* (fig. 8, B) and *C. colurna* (fig. 8, D) on the adaxial side. A tripartite condition on the abaxial side of the main vascular bundle is evident in *C. avellana* (fig. 8, A). This situation may result from the fusion of the originally separate three vascular traces (Kasapligil 1951, p. 159). The transverse section through the middle portion of the petiole in *C. colurna* (fig. 8, C) shows a striking resemblance to the "coupe caractéristique" of *C. avellana*, including the tripartite appearance of the main vascular bundle. In all petioles examined, the tracheary elements are arranged radially. Xylem rays are 1-3 seriate. The phloem tissue is oriented exterior to the xylem tissue resulting a typical collateral arrangement. The main vascular bundles as well as the accessory ones are ensheathed by strongly developed sclerenchyma which consists of 4-7 fiber layers. The continuity of phloem tissue as well as of the sclerenchyma sheath is interrupted by dilating phloem rays which consist of highly lignified and thick-walled cells. The pith parenchyma of the bundles contains starch grains and variously formed crystals of calcium oxalate.

The "coupe caractéristique" taken from the petiole of juvenile leaves of *C. colurna* exhibits a complicated vascular system. Additional accessory bundles are situated on the lateral sides of the main vascular bundle. Lateral accessory bundles vary considerably in size and structure. They may be either closed cylindrical bundles similar to the adaxial accessory bundle or variously arch-shaped.

STAMINATE FLOWERS AND POLLEN

The genus *Corylus* is monoecious. Staminate flowers are arranged helically in drooping cylindrical catkins which develop either laterally from the axils of the fallen leaves or terminally on the previous year's

Source : MNHN, Paris

shoots. Staminate catkins form tassel-like clusters. At maturity, the individual catkin's length measures 3-6 cm in *C. avellana*, 5-7 cm in *C. maxima* and 5-12 cm in *C. colurna*. The number of staminate catkins varies from 2-4 in *C. avellana* and *C. maxima* and from 2-7 in *C. colurna*. The thickness of male catkins at the time of pollen shedding, ranges from 4 to 8 mm in *C. avellana* and *C. maxima*, and from 10 to 14 mm in *C. colurna*.

Staminate flowers are rather simple since they lack perianth. Each flower unit consists of 4-8 stamens in *C. avellana*, 4-10 stamens in *C. maxima* and 6-8 stamens in *C. colurna*. The stamens of *Corylus* are considered as "divided stamens" throughout the literature since individual anthers consist of two microsporangia. ENGLER and PRANTL (1894 p. 43, fig. 30) illustrate such a divided stamen with a filament splitted halfway, each branch bearing a bisporangiate anther. I had to dissect hundreds of staminate flowers in the course of preparing a series of slides in a study of meiosis in pollen mother cells of several species of *Corylus* and I was paying particular attention to catch a divided filament. All staminate flowers I examined from various sources had undivided single filaments, each bearing a bisporangiate anther with a tuft of unicellular trichomes on top. EICHLER (1875) considered the lengthwise division of stamens in *C. avellana* as being complete, i.e. all the way down to the base of filaments. In such a case, one would expect to find each pair of "half filaments" either joined at base or at least opposite to each other. So far, I have not seen such an orderly disposition with respect to the filament. Excellent detailed illustrations of flowers can be found in REICHENBACH's (1849-1850) Flora, in which the filaments are shown as unforked appendages. So far as I am aware, these "divided stamens" are not thoroughly investigated from the point of ontogenesis and I believe such a study may lead to reliable evidences toward understanding the morphological nature of stamens in *Corylus*. Provisionally, I consider each filament with its bisporangiate anther as a unit of "stamen". The number of stamens per flower fluctuates in different plants as well as in a single inflorescence. A specimen of *C. avellana* I collected in Paris had flowers with 5, 6, 7 and 8 stamens in the same inflorescence. A single catkin of *C. maxima*, also from the same locality, had terminal flowers with 4 stamens while the basal flowers of the same catkin had 8 stamens. Another *C. maxima* from Paris had 10 stamens per flower which was a constant number in different catkins of the same plant. Male flowers of a cultivated *C. colurna* in Zürich had 8 stamens as the most common number, but a herbarium material of the same species collected from China most commonly had 6 stamens per flower. Dehiscence of anthers is longitudinal. Stamens are adnate to bracts through the basal portions of their filaments.

Each flower is subtended by two small prophylls and a bract. Prophylls also, are adnate to the bract at their bases; their tips are free. Usually, both prophylls are equal in length, but occasionally one of the prophylls is shorter than the other.

Source : MNHN, Paris

Interesting teratological formations of staminate flowers were reported by HJELMQVIST (1948). According to this author, one or two stamens may be "transformed" into carpels, resulting bisexual flowers in *C. colurna*. He also describes the occurrence of a structure intermediate between a stamen and a carpel from the male flowers of the same species. I observed androgynous catkins in *C. maxima* in a plant growing in the Botanical Garden of Geneva. Some staminate catkins of this plant had several pairs of pistillate flowers at the tip of the catkins. A cultivated *C. colurna* in the Botanical Garden of Zürich had many staminate catkins forked at their tips. In *C. avellana*, 20-30 staminate catkins form very dense clusters sometimes (PENZIG 1894).

Filberts are anemophilous and nectarless just like hornbeams, birches, alders, oaks and beaches (JONES 1939). Pollen is produced in abundance which insures pollination. Usually, staminate and pistillate flowers of the same plant do not mature at the same time, so that the plant is functionally of one sex at a time. This mechanism favours cross pollination in filberts (PHILIPSON 1948). According to ERDTMAN (1954), pollen shedding dates of the European filbert vary from December 27th in Coimbra, Portugal to April 6th in Stockholm, Sweden. Apparently the date of pollen shedding is very much influenced by weather conditions. During the first week of April, while I am writing these lines, the male catkins of all three species of *Corylus* in St. Gallen, Switzerland, are still dormant. However, a few branches brought into room temperature began shedding their pollens within two days.

Pollen grains are borne in tetrahedral quartets, each grain being commonly provided with three pores which tend to be equally spaced around the equator. The pores project along the sides of flattened grains and give rise to a triangular outline in polar view (fig. 9, A-C). The pore type of *Corylus* is designated as a club-shaped pattern by WODEHOUSE (1959) in which the exine is gradually expanded towards the pore as seen in optical sections (fig. 9, C-F). Apertures are circular or slightly elliptical. The grain surface (texture) is smooth or faintly punctuate. The ratio between polar axis and total breadth of grains (100. P/E) varies from 77,9 in *C. colurna* to 78,9 in *C. avellana* and *C. maxima*. Hence the pollen grains of all three species fall into the suboblate shape class (ERDTMAN 1952, p. 16). In optical sections, sporoderm thickness is 1,3 microns in *C. avellana*, 1,6 microns in *C. maxima* and 1,7 microns in *C. colurna* as an average of ten measurements for each case. Unfortunately, no pollen material was processed for the purpose of analysing sporoderm stratifications. The exine of *Corylus* pollen consists of two thick and three very thin layers when these grains are treated with sulphuric acid, dilute chromic or potassium hydrate (WODEHOUSE 1959). PLA DALMAU (1961, p. 209) reports the exine thickness in pollen grains of *C. avellana* as between 0,5 and 0,7 microns.

I surveyed 200 pollen grains of each species to find out the frequencies of pore numbers in each species. Dimensions of pollen grains summarized in Table IfI are based on 25 measurements in each case. The first figures

Source : MNHN, Paris

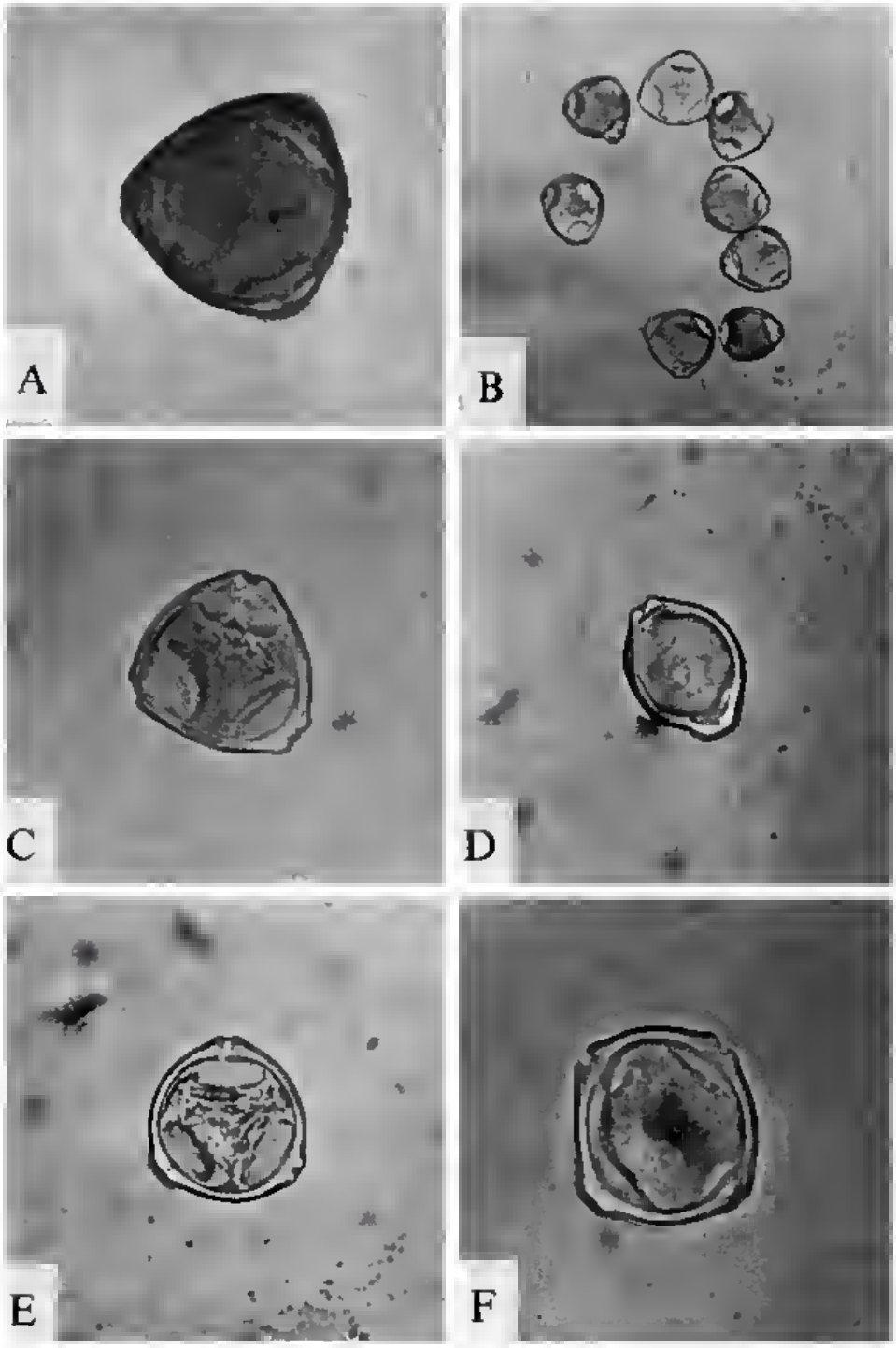


Fig. 9. — **A-F**, Photomicrographs showing the optical sections of pollen grains : **A**, Polar view of a pollen grain of *C. avellana* stained with methylene blue, 1200 ×; **B**, Pollen grains of *C. maxima*, bleached, but unstained, 460 ×; **C**, Polar view of a pollen grain of *C. maxima*, 1000 ×; **D**, Equatorial view of a pollen grain of *C. maxima*, unstained, 1000 ×; **E**, Polar view of a 3-porate pollen grain of *C. colurna*, unstained, 1000 ×; **F**, Polar view of a 4-porate pollen grain of *C. colurna*, unstained, 1200 ×.

Source : MNHN, Paris

TABLE III. — COMPARISON OF THE PALYNOLOGICAL CHARACTERISTICS AND DIMENSIONS OF POLLEN GRAINS IN THREE SPECIES OF *Corylus*.

FEATURES	*Corylus avellana*	*Corylus maxima*	*Corylus colurna*
Source of material	Breslau (C. Bæniz, Herb. Paris)	Pisa (Cesati n° 750, Herb. Paris)	Kastamoni, Tosya, Gavurdagh (Sintenis no. 4809, Herb. Paris)
Number of pores..	All 3-porate	Mostly 3-porate, rarely 2-or 4-porate	Mostly 3- or 4- porate, rarely 2-5- and 6- porate.
Texture	Psilate-faintly punctuate	Same	Same
Shape classes.....	Suboblate 100. P/E = 78.9	Suboblate 100. P/E = 78.9	Suboblate, 100. P/E = 77.9
Equatorial diameter as seen at polar view.....	25.2 (23.2-27.2)	24.7 (22.4-27.2)	25.9 (12.8-30.7)
Polar axis.....	19.9 (19.2-21.6)	19.5 (17.6-20.8)	20.2 (17.6-24.0)
Thickness of aspis (protrusion of germ pore)	2.2 (2.0-2.5)	2.9 (2.8-3.2)	3.0 (2.8-3.2)
Thickness of sporoderm.....	1.3 (1.2-1.6)	1.6 (1. 5-1.8)	1.7 (1.6-1.9)
Diameter of aperture..... .	2.0 (1.8-2.4)	2.0 (1.6-2.4)	1.7 (1.2-2.4)

given for each item represent the average values in microns. The extreme values, i. e. minimum and maximum dimensions are indicated in parentheses following the average values.

In the material I examined, the pollen grains of *C. avellana* were exclusively 3-porate. However, ERDTMAN (1954, referring to SANDEGREN's data) reports that out of 2 000 grains 99,8 % had three and 0,2 % two or four pores. In the literature, the equatorial diameter and the polar axis length given for pollen grains of *C. avellana* differ considerably. Average dimension with respect to equatorial diameter and polar axis is 25,2 × 19,9 microns in my survey. Pollen dimensions of *C. avellana* are variously reported in literature: 28 × 22 (ERDTMAN 1954), 26.5 × 22 (WODEHOUSE 1959), and 25 × 22 microns (PLA DALMAU 1961). Dimension extremes given by HEGI (1957) vary from 22-32 microns for the equatorial diameter and from 15 -18 microns for the polar axis as contras-

Source : MNHN, Paris

ted to my figures of 23,2-27,2 and 19,2-21,6 microns respectively. These differences in pollen dimensions may be attributed either to a racial difference within the same species or to different methods of treatment during the preparation of pollen slides. As a matter of fact, SCHOCH-BODMER (1936), FAEGRI and DEUSE (1960) and DRUGG (1962) demonstrated the variations in dimensions of pollen grains according to mounting media and preparation techniques.

Pollen grains of *C. maxima* are more similar to the grains of *C. avellana* than they are to those of *C. colurna*. 99 % of the grains of *C. maxima* are 3-porate and 1 % only 2- and 4-porate. Average dimension of 3-porate grains is 24,7 × 19,5 microns. The dimension of 2-porate grains is 25,6 × 20,8, of 4-porate grains 24,8 × 20,8 microns. Sporoderm is thicker than that of *C. avellana*, but the diameter of aperture is nearly the same as in *C. avellana*.

Pollen grains of *C. colurna* show more striking variation than those of the other two species. 68,5 % out of 200 grains are 3-porate, 29 % four-porate, 1 % two-porate, 1 % five-porate and 0,5 % six-porate. The equatorial diameter of 2-porate grains measures 14,4 (12,8-16,0 microns; their outline somewhat resembles the equatorial view of a regular 3-porate grain. Most likely, these grains are sterile. Three-porate grains have an equatorial diameter of 26,0 (20,8-28,8) microns; their outline tends to be somewhat circular rather than being triangular in polar view (fig. 9, E). Due to pronounced protrusion of germ pores, 4-porate grains ordinarily appear somewhat like a square in polar view (fig. 9, F). The longest equatorial axis of 4-porate grains measures 27,1 (25,6-30,7) microns between two opposite apertures. Occasionally, 4-porate grains appear in rectangular outline in polar view. Such grains are much smaller than the majority of 4-porate grains, measuring 12,5-14 microns along the short edge of the rectangle and 14-17 microns along the long edge, as seen in polar view. The equatorial diameter of 5-porate grains is 22,0 (21,6-22,4) microns; their outline in polar view is pentagonal. Apparently 6-porate grains are very rare. The only such grain which was observed had an equatorial diameter of 22,4 microns, the grain outline being hexagonal. 7-porate grains have not been observed. The mean dimensions of all five different types of pollen grains in *C. colurna* are presented in Table 11I.

It is interesting to note that the dimensions of any particular structure of pollen grains, including the thickness of aspis and sporoderm, exhibit as wide a range of variation as any other structure which has been considered in the present study.

PISTILLATE FLOWERS AND FRUITS

The inflorescences bearing pistillate flowers are quite different from staminate catkins. Pistillate flowers are borne in mixed buds which develop in leaf axils or lateral to terminal buds. At an early stage, from

Source : MNHN, Paris

late summer through winter, mixed buds are externally quite similar to purely vegetative buds. In addition to young folded leaves and their stipules, they contain also 4-8 pairs of pistillate flowers at their tips. Mixed buds remain dormant until early spring. Only crimson coloured stigmas of pistillate flowers protrude from bud scales at the time of pollination. During dormancy, mixed buds are 5-6 mm. long in *C. avellana* and *C. maxima*, 7-8 mm. long in *C. colurna*. About 8-9 oval and concave bud scales with ciliate margins and chaffy tips envelope primordial leaves and pistillate flowers. Bud scales are tomentous on their abaxial sides and glabrous on the adaxial surfaces, except at their bases where unicellular trichomes are crowded. Eventually, mixed buds develop into short, leafy branches which at their tips carry the cluster of fruits.

Pistillate flowers form dichasial cymes in the axils of subtending bracts which are helically arranged around the condensed axis of mixed buds. Ordinarily, in cymules the central flower is absent. Until pollination, each flower consists of two long stigmas and a bulbous base halfway covered by primordial prophylls which upon maturity develop into fruit involucra (husk). Pistillate flowers of *C. avellana* and *C. maxima* dissected around the middle of October had stigmas from 1800 to 2600 microns long and from 140 to 220 microns thick. At this stage, the "bulbous" base measured 580 microns in diameter. The primordial calyx was hidden inside the primordial involucra. Ovary and ovules develop from an intercalary meristem at the stigma base during May (Hagerup 1942). Pistillate flowers of *C. colurna* dissected also around the middle of October had stigmas from 900-1000 microns long and 240-280 microns thick. Likewise, the "bulbous" base of young gynoecium which develops into an ovary after pollination, was surrounded only basally by primordial prophylls. The stigmatic surface is puberulent. The vesicle-like epidermal cells contain anthocyanine responsible for the showy purple-crimson color of the stigmas.

The bicarpellate nature of the ovary is clearly established (Hagerup 1942, Eames 1961) although it was formerly described as being monocarpellate. The unilocular ovary possesses two parietal placentae, each bearing 1-2 ovules. Young ovules are orthotropous and pendant, but they bend later, acquiring a campylotropous condition. The ovules have single integument, the micropyle facing upward. Chalazogamy which was discovered first by Navashin, takes place in July, after 3-4 months following pollination. Usually one ovule develops into a seed while the other one becomes abortive.

For the sake of convenience, the rudimentary and undifferentiated floral envelope adnate to the ovary are referred to as "calyx". Eichler (1878) applied the term "perigon" to it, stating that it consists of 4-8 minute teeth near the apex of the ovary. These teeth are shown as individual perianth segments in Eichler's floral diagram for *C. avellana*. According to Eichler, the rudimentary "perigonium" is completely obliterated during later growth. On the other hand, Hagerup

Source : MNHN, Paris

(1942) who uses the term "perianth", shows clearly that it remains adnate to the mature fruit. So far as I know, the morphological nature of "calyx" in pistillate flowers is not known clearly. Does it originate from the intercalary meristem at the base of stigmas or is it produced by the apical meristem of the flower? Do the marginal teeth really represent perianth segments, as assumed by EICHLER? If this would be the case, a "synsepalous" condition would enter the picture. Both, vascular anatomy and histogenesis of pistillate flower of *Corylus* deserve careful investigation which may produce an answer to these questions.

The familiar nuts of *C. avellana* are 1-2 cm. long, 9-16 mm. broad and occur in clusters of 2-8 or sometimes singly. Involucral bracts are almost separate, broadly lobed, exposing the nuts. Involucral scars in the bottom of nuts are usually submedian. However, all these features are variable. GEITLER (1943) showed variation in fruit dimensions as well as in sizes and divisions of the involucral bracts in wild populations of the European filbert.

The nuts of *C. maxima* are 1,5-2,5 cm. long, 12-16 mm. broad and almost cylindrical in shape. They occur in clusters of 4-8 fruits. Coalescent involucral bracts enclose the nut within and extend beyond it. The husk splits laterally to release the nut at maturity. The involucral scar remaining in the bottom of the fruit is usually basal, but submedian scars are not uncommon.

The fruits of *C. colurna* are 15-21 mm. long, 10-18 mm. broad and ovate to obovate in shape. Usually, the nuts occur in clusters of 2-6 fruits, but larger clusters with many more fruits are also found. The nut shell in this species is much thicker, the seed within smaller than those of the other two species. In the european varieties, the involucral bracts fork deeply into lanceolate or triangular lobes, exposing the nuts half way. The husk of the asiatic varieties however, encloses the nut and even extends beyond it. Typically, the involucral scars left on the nuts are median, but this feature as well as the shape and dimensions of the nuts are quite variable (cf. KASAPLIGIL 1963 *b*, fig. 4).

Interesting teratological pistillate cymules were described by WEISS (1932). According to this author, *Corylus* shrubs pruned in hedging produce unbranched shoots which give rise to terminal pistillate cymules with three flowers. The subtending bract of such an abnormal cymule with median flower is tripartite instead of being simple. I have seen a perfectly normal staminate flower in a pistillate inflorescence of *C. maxima*. The nuts of this species are occasionally triangular, suggesting a tricarpellate fruit. Likewise, the fruits of *C. colurna* sometimes bear three wilted stigmas on top instead of the normal two (KASAPLIGIL 1963 *b*, fig. 5, K-L). EICHLER (1878, p. 17, footnote) points out that the occurrence of 2 or 3 seeds in common hazelnuts is not seldom. PENZIG (1894) reports the frequent occurrence of tricotyledonous embryos in *C. avellana*.

Source : MNHN, Paris

DISCUSSION

The present study has been dealing primarily with the histology of certain vegetative organs of three species of *Corylus* in an attempt to understand the degree of phylogenetic relationship between the species under consideration and the position of the genus within the family *Betulaceae*.

Histology has long provided taxonomy with characteristics of phylogenetic importance through comparative observations on wood anatomy, epidermal features, nodal anatomy, foliar vasculation etc. as well as through ontogenetic studies. A comprehensive review by CONSTANCE (1955) clearly shows the increasing attention of botanists in the application of histologic criteria to the problems of systematic botany. Due to convergences and parallel evolution, phylogenetic affinities can not be judged by a single line of evidence from any particular organ by using the tools of a single discipline. It is essential to survey all plant structures in the light of all disciplines in order to reach a sound natural classification (BAILEY 1949). Bearing this in mind, I tried to gather some phytogeographic data and bring out additional evidences through comparative morphology and palynology. Therefore, the distribution of three species of *Corylus*, comparative morphology of their flowers and palynological characteristics have necessarily been taken into consideration.

The observations regarding vegetative and reproductive structures of three species of *Corylus* indicate close similarity between *C. avellana* and *C. maxima*, while *C. colurna* differs strikingly from the other two species. The present distribution areas of *C. avellana* and *C. maxima* coincide with each other from south-eastern Europe through northern Anatolia to the Caucasian region. The latter species has a rather restricted area while the former species presents an extensive distribution throughout Europe and in the Near East, reaching the Scandinavian peninsula in the North and the Lebanese mountains in the South. The specimens of *C. maxima* collected from north-eastern Anatolia show the widest range of variation which suggests that the center of speciation may be in this particular region of Turkey.

C. colurna with its arboreal habit remarkably differs from the other two shrubby species with respect to its anatomic structures as well as its distribution. The Turkish filbert with its four varieties grows from south-eastern Europe through northern Turkey and the Himalayas up to China. Only the western tip of its area overlaps with the distribution areas of the other two european species. I assume that *C. colurna* is more closely allied with *C. ferox* Wall. = Himalayan filbert., than it is either with *C. avellana* or *C. maxima*. The areas of *C. colurna* and *C. ferox* coincide with each other in the Himalayan region. Both of these arboreal species might have been derived from a common arboreal ancestor. The involucral bracts around the nuts of *C. ferox* are highly lignified

Source : MNHN, Paris

and very spiny, the whole cluster of fruits resembling a chestnut bur. However, a close examination reveals the fact that the involucral bracts in *C. colurna* and *C. ferox* are deeply laciniate, the slender lobes being stiffly spinose in the latter species and sinuous in the former. Unfortunately, there is no information on the finer structure of *C. ferox* to make a further detailed comparison with *C. colurna*. Considering their distribution and gross-morphological features, *C. colurna* var. *lacera* (Wall.) A. DC. stands nearest to *C. ferox*, as far as I can judge.

Primary stem structure is basically the same in all three species studied. Solitary crystals and druses of calcium oxalate occur in the cortex, phloem and pith tissues of stems as well as in the foliage leaves and floral bracts, a feature which is also common in other betulaceous genera such as *Alnus, Betula, Carpinus, Ostrya*. In three year old stems of *C. colurna*, druses occurring in cortical parenchyma, secondary phloem and pith parenchyma are considerably larger than those of the other two species. This seems to be a good diagnostic feature for *C. colurna*. The size variation of druses within the tissues mentioned above, particularly those in cortical parenchyma, show a narrow range in *C. avellana* and *C. maxima*, a wider one in *C. colurna*. The frequencies of size classes of druses follow a similar pattern (fig. 1, A-C) in *C. avellana* and *C. maxima* which may be considered as an indication of closer affinity between these two species.

In *C. colurna*, the cortical collenchyma of three year old stems is a continuous cylinder while in *C. avellana* and *C. maxima* it is interrupted by the secondary stem growth. Bizarre brachysclereids occur individually or in clusters within the secondary phloem tissue of *C. colurna* stems, while these idioblasts are absent or exceedingly rare within the corresponding tissue of the other two species. The restitutional capacity of the cortical collenchyma and the extensive occurrence of brachysclereids in *C. colurna* stems may be looked upon as a more specialized condition.

The wood of *Corylus* and of all other genera of *Betulaceae* is diffuse porous, the pores being arranged radially as seen in cross sections. Waviness of growth layers in secondary xylem is a common characteristic for *Corylus* as well as for other genera of *Betulaceae*, except for certain species of *Betula*. The undulations of growth layers are most prominent in the species of *Carpinus* and hardly noticeable in *Betula pendula* and *B. pubescens*. However, *Betula humilis, B. nana* and *B. raddeana* stems exhibit clear undulations of growth layers in transverse sections (Greguss 1959, pl. 2, 3, and 6). The number of xylem rays varies from 16 rays per millimetre in *C. colurna* to 22 rays per millimetre in *C. maxima*. In species of *Alnus* and *Betula*, the number of xylem rays per millimeter varies from 16 to 20 and from 14 to 22 respectively. Minor differences aside, the numerical ranges of xylem rays mentioned above are fairly close to each other in these genera.

The vessel members bear scalariform perforation plates throughout the family. The perforation plates in *C. avellana* and *C. maxima* are wider, the number of bars is smaller than in *C. colurna* which suggests a more

Source : MNHN, Paris

specialized condition in the first two species. On the other hand, the vessel members of *C. colurna* are much shorter than those of the other species. There is a peculiar combination of advanced and primitive features in these elements. The number of bars in scalariform perforation plates varies from 10 to 20 in the species of *Betula* and from 10-22 in the species of *Alnus* (cf. GREGUSS 1959, pls. 2-10). This variation falls within the range of variation observed in the perforation plates of *C. colurna*. (Furthermore, pointed end walls of vessel members and the obliqueness of perforation plates seem to be a common feature throughout the family.) Bifurcation of perforation bars described in *C. maxima* and *C. colurna* also occurs in *Alnus subcordata*, *A. viridis*, *Betula humilis* and *B. nana*. Pointed end walls, oblique perforation plates and the main features of pitting seem to be more or less uniform throughout the family despite certain variations. Tertiary helical thickenings described for vessel elements of *Corylus* occur also in *Betula raddeana*. According to HALL (1952), helical thickenings are present in the vessels of *Carpinus*, *Ostrya* and *Ostryopsis*.

Tracheids and vessel members constitute the bulk of the secondary xylem in *C. colurna* while in *C. avellana* and *C. maxima* the bulk of wood consists of fiber tracheids. Tracheids are tapering cells with pointed tips bearing many rounded or elliptical bordered pits. This characteristic applies to the whole family. Tracheids and all other vertical wood elements are generally shorter in *C. colurna* than in the other two species. The occurrence of brachysclereids in xylem rays seems to be a specialized condition limited to *C. colurna*. Aggregate xylem rays occur throughout the family, although infrequently. Likewise, apotracheal diffuse parenchyma with a tendency to metatracheal and paratracheal conditions is a common characteristic of most of the genera in the family. The supplementary fibers (Ersatzfasern) observed in wood parenchyma of *C. colurna* represent another distinguishing feature.

In *Corylus* as well as in other genera of the family, leaves are simple, stipulate and arranged alternately. With the exception of entire-leaved *Alnus nepalensis*, leaf margins are doubly serrate. In *Corylus*, very young leaves enclosed within buds are folded along midribs. This feature constitutes a generic characteristic for *Corylus* since the young leaves within buds are folded along secondary veins in all other genera of the family. Unicellular simple trichomes are common throughout the family, but septate simple trichomes described for *Corylus* occur in *Alnus* and *Ostrya* as well. Capitate-glandular trichomes occur frequently in the family. The stalk of the capitate-glandular trichomes in *Carpinus betulus*, *C. caroliniana*, *Ostrya carpinifolia* and *O. virginiana* (cf. METCALFE and CHALK 1957, vol. 2, p. 1302, fig. 311, G-H) consists of a single row of cells which seem to be a modification of capitate-glandular trichomes described in *Corylus*. With respect to the form of their glandular heads, these trichomes stand intermediate between typically capitate hairs and club-shaped glandular hairs of *Corylus* (Fig. 3, D and H). Peltate glands or scales bearing a palisade like glandular epidermis in *Betula*

Source : MNHN, Paris

(Esau 1953, p. 156, fig. 7, 10, E; Hegi 1957, III/1, p. 142, fig. 55, e; Metcalfe and Chalk 1957, II, p. 1302, fig. 311, B-D) and *Alnus* simply represent a modification of capitate glandular trichomes of *Corylus* (cf. fig. 3, A-D). The somewhat flattened head of glandular trichomes of *Ostrya* seems to represent an intermediate form between capitate-glandular trichomes of *Corylus* and peltate scales of *Betula* and *Alnus*. Radiating secretory cells seen in fig. 3, A-D, are very similar indeed to the palisade-like glandular epidermis of peltate scales. The multicellular stalks of these trichomes are obviously similar to those of the glandular trichomes except for the fact that the stalks of peltate glands are shorter and that they are somewhat sunken in the leaf surface. The glandular emergences described here (fig. 3 G) do not occur in other genera. They seem to represent a generic characteristic for *Corylus*.

In agreement with Metcalfe and Chalk (1957) the stomata definitely have subsidiary cells, although some recent literature (Hegi 1957, III/1, p. 138) claims that they are absent. The anomocytic stomata in *Corylus* as well as in other members of *Betulaceae* are confined to the abaxial leaf surfaces (except in *Alnus orientalis* which has stomata on both sides). However, this feature may not be of phylogenetic significance since many unrelated angiosperms possess anomocytic stomata. Both, upper and lower epidermises of juvenile leaves of all three species of *Corylus* exhibit undulations along the anticlinal cell walls while the undulated epidermal cells are confined only to the lower surfaces of adult leaves. A similar condition in the juvenile leaves of *Umbellularia* and *Laurus* was interpreted by the author as a seedling recapitulation (Kasapligil 1951, p. 161-164). The abaxial epidermis of adult leaves in *C. colurna* tends to develop stellate epidermal cells, a specialized condition not observed in other species of *Corylus*. Mucilaginous cells in epidermis occur widely throughout the family.

Craspedodromous type of major venation pattern of leaves is a common feature in all members of the family. In the different genera, secondary veins are straight or slightly curved. Their divergence angles from the midrib vary between 50-60° in *Alnus*, 45-75° in *Betula*, 35-45° in *Carpinus* and 40-50° in *Ostrya* (Ettinghausen 1861). In *Corylus* leaves, the divergence angles of the secondaries show a wider range of variation due to the auriculate condition of the cordate basis of blades and the abrupt acuminate form of the leaf apices. In the genera mentioned above, the tertiary veins develop from the basiscopic sides of the secondaries and terminate in marginal teeth (cf. Ettinghausen 1861, Pl. I, fig. 5 and Pl. II, fig. 1, 4, 10, 11). This holds true also for *Corylus*. Another striking resemblance concerning major venation is the fact that the number of tertiaries diminishes gradually towards the leaf apex.

The minor venation of juvenile leaves of *Corylus* consists of veins of fourth, fifth and sixth categories and of vein endings. In the adult leaves, an additional category of minor veins is present. Apparently, veins of the seventh category are derived from further ramification of

Source : MNHN, Paris

veins of the sixth category. Their frequent anastomoses result in the formation of ultimate areoles and in a complex reticulum in adult leaves. Possibly, the evolution of the venation pattern in *Corylus* follows a trend from a simpler reticulum towards a more complex venation pattern. Most of the ultimate areoles in adult leaves of *C. colurna* are provided with slender and repeatedly branched vein endings, which under a hand lens, help to distinguish *C. colurna* leaves from the leaves of other species.

In *Corylus*, the main vascular bundle of petioles at the level of the "coupe caracteristique" appears closed elliptical or reniform in outline, but often they shift to crescent shape in the midrib of leaves. METCALFE and CHALK (1957) report crescentic vascular strands in the petioles of *Alnus* and *Betula* which seem to be similar to the outline of some main vascular strands in the midribs of *Corylus* leaves. SOLEREDER (1908) reports that in *Alnus* and *Betula*, three or more bundles enter the petiole base, a condition which supports my assumption that the tripartite vascular bundle in *Corylus* resulted from the fusion of the originally separate three bundles.

Generally, it is considered, that the staminate flowers of *Corylus* consist of "divided stamens". As I explained in the text, I found no evidence of "divided stamens" in the material I studied. If we accept the claims regarding complete division of stamens all the way down to the base of filaments, we would expect to find even number of "half stamens" instead of odd numbers. The fluctuation of the number of stamens per flower was pointed out earlier in this paper. Flowers with 5, 7, 9 stamens are not uncommon. One would immediately suspect the abortion of a "half stamen" from a "normal flower" with an even number of stamens, but there is no sign of abortive stamens in flowers with an odd number of stamens.

According to EAMES (1961, p. 132) the single vascular bundle of the stamen arises from two traces in *Corylus*. I interpret this condition as the fusion of two traces giving rise to the vascular supply of a stamen. Hence, even the vascular anatomy of the stamen does not seem to be in agreement with the assumption of divided stamen in *Corylus*. However, before knowing the ontogeny of stamen in *Corylus*, it is not possible to make a clear-cut decision at this point.

Pollen grains of *Corylus* are mostly 3-porate, but this number is not well established in the species I studied. The pore number fluctuates from 2 to 4 in *C. avellana* and *C. maxima*. However 2- or 4-porate grains are very rare in both species. On the other hand, 4-porate grains show a high frequency in *C. colurna*. Grains with 2, 5 and 6 pores also occurred in a pollen crop obtained from a single catkin. Different pore numbers of grains does not appear to be a racial characteristic. Perhaps, these differences are caused by chromosomal non-disjunction and aberration which often take place in *C. colurna* during meiosis of microsporogenesis. Pollen grains with different pores occur in several other genera of *Betulaceae*. Pollen grains of *Alnus* are often 4- to 5-porate, rarely 3- or 6-porate

Source : MNHN, Paris

(Wodehouse 1959). Particularly, 4-porate grains of *A. glutinosa* (Erdtman 1954, p. 68, Pl. IV, fig. 52-53) and *A. incana* (*ibid.*, Pl. IV, fig. 56-57) are very similar to the 4-porate grains of *C. colurna*, but the pollen grains of *Alnus* differ from filbert pollen, mainly through the presence of an endexinous floor under each pore. Pollen grains of *Betula* are mostly 3-porate, but grains with 4 to 7 pores also occur (Wodehouse 1957). The pores of *Betula* pollen project more strikingly than those of *Corylus* pollen. Firbas, F. and I. (1958) report that the pollen grain of *Carpinus betulus* fluctuates between 2- and 7-porate conditions, 4-porate grains being most frequent. These authors also point out the variation of pore numbers in grains from a single catkin and attribute the possible cause of it to differences in the nutrient supply required for the formation of pollen grains. The pores of pollen grains of *Betula* are more strikingly aspidate than those of *Corylus*. Pollen grains of *Ostrya* are either 3- or 4-porate. Apparently, *Ostryopsis* is the only genus which exhibits a fixed 3-porate condition only (Erdtman 1952). As a whole, mean size variation of pollen grains in the family ranges from 20 to 30 microns according to Erdtman (1952). They all exhibit a suboblate shape and psilate or faintly punctuate texture. In short, pollen grains of *Betulaceae* are rather homogeneous, an indication of close affinity among the genera of the family.

The pistillate flower of *Corylus*, as I pointed out earlier in this paper presents a number of problems. Perhaps, one of the most important questions concerns the position of the ovary which by several authors has been considered as being inferior. This "criterium" has been used hastily to segregate *Corylaceae* from *Betulaceae*. Is the ovary in *Corylus* really inferior? Indeed, the so-called "calyx" or "perigonium" is adnate to the ovary. As I explained before, we do not know the true morphological nature of the "calyx" in *Corylus*. It may be an appendicular or receptacular structure; both instances would justify designating the ovary as being inferior. On the other hand, the "calyx" of *Corylus* may represent modified bracteoles or even non-functional gynoecial nectaries. In such instances, however, the ovary can not be considered inferior. The solution of this morphological puzzle awaits further investigation, particularly from the viewpoints of histogenesis and vascular anatomy.

Considering the phylogenetic trends in gynoecia of Angiosperms (Constance 1955, p. 427) the bicarpellate, syncarpous gynoecium of *Corylus* with a reduced number of ovules is highly evolved. The occasional occurrence of tricarpellate fruits in *Corylus* may be considered a reversion, i.e. possibly the bicarpellate gynoecium of *Corylus* is derived from a tricarpellate gynoecium through the reduction of one of the carpels. Likewise, the ovules show a reduction from four to two and finally only one seed develops per fruit, the other ovule remaining abortive.

It is not easy to interpret plant teratologies although there is a general tendency to speculate about structural aberrations as being genetic reversions or so-called "atavisms". In accordance with such a speculation, teratologically hermaphroditic flowers of *Corylus* described by Hjelmqvist (1948) may be interpreted as a prototype for the present

Source : MNHN, Paris

unisexual flowers. The pistillate cymules of *Corylus*, *Alnus* and *Carpinus* normally consist of two flowers. The occurrence of a third flower was reported by Weiss (1932) in *Corylus*, by Kirchner, Loew and Schröter (1913, p. 196) in *Alnus* and by Hegi (1957 III/1, p. 182) in *Carpinus*, a situation very similar to normal cymules of *Betula*.

Undoubtedly, *Corylus* is a homogeneous genus. Nevertheless, the degree of genetic affinity among the member species varies. From my present survey on three species, I conclude that *C. avellana* and *C. maxima* are two closely allied species and *C. colurna*, which exhibits distinct structural and distributional deviations from both other species is a distant relative. Several hybrid forms between *C. avellana* and *C. maxima* are well known cultivated plants. These hybrids produce nuts which is an evidence of interfertility and close genetic relationship between these two species. On the other hand, the hybridization between *C. colurna* and either one of the other two species does not seem to be possible. The hybrid species *Corylus* × *colurnoides* Schneid. (Syn. : *C. avellana* × *colurna* Rehder, *C. colurnoides* Schneid., *C. intermedia* Lodd.) described from cultivated plants, is not known from natural populations although the areas of supposed parents overlap each other in south-eastern Europe and in the Near East. No specimen of the well known "hybrid species" exists in any of the following herbaria: Univ. of California, Berkeley; Royal Botanic Gardens, Kew; Muséum d'Histoire Naturelle, Paris; Conservatoire Botanique, Geneva; Botanisches Institut, Zürich; Naturhistorisches Museum, Vienna. Moreover, *C. colurna*, although always cultivated in the vicinity of either one of the other two species in Europe, produces sterile fruits only unless a heterogenic population of *C. colurna* grows in the vicinity (Kasapligil 1963 a, b). The existence of *C. colurnoides* as a hybrid species is most doubftul.

Considering the histologic, palynologic and morphologic evidences presented here, *Betulaceae* which comprises *Alnus*, *Betula*, *Carpinus*, *Corylus*, *Ostrya* and *Ostryopsis* represents a natural group. The segregation of *Corylaceae* from *Betulaceae* is not justified.

St. Gallen, Switzerland, Apr. 11, 1963.

SUMMARY

The present study deals with the histology of the vegetative organs and the floral morphology of three European species of *Corylus* in an attempt to understand the degree of phylogenetic relationship among the species under consideration and the taxonomic status of the genus within the family *Betulaceae*.

The collenchyma in the stems of *Corylus avellana* and *C. maxima* becomes interrupted, the gaps being occupied by thin-walled parenchyma cells. In *Corylus colurna*, collenchyma of stems remains as a continuous cylinder due to the restitutional capacity of its cells.

The average sizes and the frequencies of the size classes of calcium

Source : MNHN, Paris

oxalate druses in the stem tissues of *C. avellana* and *C. maxima* are quite similar, but the druses in different stem tissues of *C. colurna* are larger than those of the corresponding tissues of *C. avellana* and *C. maxima*. Particularly, the frequencies of the size classes of cortical druses in *C. colurna* deviate considerably from those of the other two species, a fact bearing diagnostic significance for *C. colurna*.

The bulk of the secondary xylem consists of relatively thin-walled, imperforate tracheary elements in *C. avellana* and *C. maxima* and of vessel elements and thick-walled tracheids in *C. colurna*. Due to the presence of aggregate rays, the growth layers are more or less wavy. There are 21 xylem rays per millimetre of stem section in *C. avellana* and *C. maxima*, but in *C. colurna* the corresponding number is 16. The latter species differs considerably from the other two by the presence of brachysclereids in the secondary xylem rays.

The species under consideration show the following types of trichomes : unicellular simple, septate simple, tufted, capitate glandular, club-shaped glandular and conical glandular. The structural relation between these trichomes and those occurring in other betulaceous genera is pointed out. Glandular emergences are confined to *Corylus* and constitude a generic character.

Juvenile leaves from the seedlings of *C. avellana* and *C. maxima* and those from the sucker-shoots of *C. colurna* are characterized by the presence of undulate epidermal cells on both abaxial and adaxial sides, while the adult leaves of all three species possess undulate epidermis on the lower side and rectangular or polygonal cells on the upper side. The abaxial epidermis of adult leaves of *C. colurna* shows a tendency to form stellate cells. The stomata are of anomocytic type and confined to the lower epidermis, the number of subsidiary cells varying from four to six.

Major venation of juvenile and adult leaves is of craspedodromous type and consists of primary, secondary and tertiary veins, all of which are accompanied by bundle sheath extensions. The secondaries form a pinnate venation pattern and terminate in marginal lobes. The tertiaries arise from the basiscopic sides of the secondaries and terminate in marginal teeth. The number of tertiaries diminishes gradually towards the leaf apex. Throughout the family, the major venation pattern is uniform. Minor venation of the juvenile leaves consists of veins of fourth, fifth, sixth categories and vein endings, while the minor venation of the adult leaves possesses an additional category of veins forming a more complex reticulum in adult leaves. Ultimate areoles in the adult leaves of *C. avellana* and *C. maxima* are polygonal; they may or may not be provided with vein endings. Ultimate areoles of *C. colurna* are often rounded and provided with slender and repeatedly branched vein endings.

The collenchyma tissue of petioles is capable of regeneration and gives rise to periderm, following the secondary growth of the main vascular bundle of the petiole. At the level of "coupe caractéristique", the main vascular bundle of the petiole is tripartite and accompanied by an arch-shaped accessory bundle in *C. avellana*. On the other hand, in

Source : MNHN, Paris

C. maxima and *C. colurna* the main vascular bundle at the same level of the petiole exhibits a more specialized condition since the tripartite condition is no longer evident and the accessory bundle is closed-cylindrical.

Gross morphological survey of the staminate flowers did not furnish any evidence in favor of "divided nature" of stamens in *Corylus*. Pollen grains are suboblate, the texture of the exine being psilate to faintly punctuate. Those of *C. avellana* surveyed in this study are 3-porate, their dimension being 25,2 × 19,9 microns. Pollen grains of *C. maxima* are mostly 3-porate, rarely 2- or 4-porate, their dimension being 24,7×19,5 microns. *C. colurna* has mostly 3- or 4-porate grains, less frequently 2-, 5- and 6-porate grains, mean dimensions being 25,9 × 20,2 microns. Variation in the pore numbers of the pollen grains does not appear to be a racial characteristic. Great variation in the pore number of the pollen grains is attributed to chromosomal aberrations and non-disjunctions which take place quite often during meiosis of microsporogenesis. Palynological evidence favours the homogeneity of *Betulaceae*.

The observations regarding vegetative and reproductive structures of three species of *Corylus* indicate close affinity between *C. avellana* and *C. maxima*. It is assumed that *C. colurna* is more closely allied with *C. ferox* than it is either with *C. avellana* or *C. maxima*. Hence, the possibility of hybridization between *C. colurna* and the other two species is very unlikely. The validity of the hybrid species *Corylus* × *colurnoides* Schneider is most doubtful.

The woods of *Corylus* exhibit specialized characteristics such as aggregation of pores, the presence of aggregate rays, a tendency to form homogeneous xylem rays and a metatracheal arrangement of xylem parenchyma, the presence of a great variety of xylem elements, a reduction series in the number of bars of the scalariform perforation plates with a tendency to form simple perforation plates and alternate pitting. However, primitive characters such as diffuse porosity, polyhedral vessel elements, inclined end walls, abundance of bordered pits and scalariform perforation plates are also retained in the genus. Evidence from foliar histology, floral morphology and palynology, however, indicates that the genus occupies quite an advanced position in the phylogenetic scale of dicotyledons. *Betulaceae* with its six genera, is considered a natural family. The segregation of *Corylaceae* from *Betulaceae* is not justified.

Literature cited

Abbe, E. C. (1935). — Studies in the phylogeny of *Betulaceae*. I. Floral and inflorescence anatomy and morphology. Bot. Gaz. **97** : 1-67.

— (1938). — Studies in the phylogeny of the *Betulaceae*. II. Extremes in the range of variation of floral and inflorescence morphology. Bot. Gaz. **99** : 431-469.

Bailey, I. W. (1949). — Origins of the angiosperms : need for a broadened outlook. Jour. Arnold Arboretum **30** : 64-70.

Source : MNHN, Paris

BAILEY, L. H. (1927). — The standard cyclopedia of horticulture. London.
BENSON, M. (1894). — Contributions to the embryology of the *Amentiferae*. Part I. Transact. Linn. Soc. Lond., 2nd Ser. **III**, 10.
BENTHAM, G. & J. D. HOOKER (1862-1883). — Genera plantarum ad exemplaria imprimis in herbalis kewensibus servata definita. Vol. 3, Reeve & Co., London.
BESSEY, C. E. (1915). — The phylogenetic taxonomy of flowering plants. Ann. Missouri Bot. Gard. **2**: 109-164.
COMMITTEE ON NOMENCLATURE, INTERNATIONAL ASSOCIATION OF WOOD ANATOMISTS (1957). — Glossary of terms used in describing woods. Trop. Woods **107**: 1-36.
CONSTANCE, L. (1955). — The systematics of the angiosperms. A century of progress in the natural sciences, pp. 405-483. Calif. Acad. of Sciences, San Francisco.
DRUGG, W. S. (1962). — Pollen morphology of the *Lennoaceae*. Amer. Jour. Bot. **49**, 10: 1027-1032.
EAMES, A. J. & C. H. MACDANIELS (1947). — An introduction to plant anatomy. 2nd ed., McGraw-Hill Book Co., New York.
EAMES, A. J. (1961). — Morphology of angiosperms. Mc Graw-Hill Book Co., New York.
EICHLER, A. W. (1875-1878). — Blüthendiagramme (construirt und erläutert). 2 vols., Wilhelm Engelmann, Leipzig.
ENGLER, A. & K. PRANTL (1894). — Die natürlichen Pflanzenfamilien. III. 1, Wilhelm Engelmann, Leipzig.
ERDTMAN, G. (1952). — Pollen morphology and plant taxonomy. Chronica Botanica, Waltham, Mass.
— (1954). — An introduction to pollen analysis. Chronica Botanica, Waltham, Mass.
ESAU, K. (1953). — Plant anatomy. John Wiley & Sons, Inc., New York.
ETTINGHAUSEN, C. R. v. (1861). — Blatt-Skelette der Dikotyledonen mit besonderer Rücksicht auf die Untersuchung und Bestimmung der Fossilen Pflanzenreste. Wien.
EVREINOFF, V. A. (1958). — Contribution à l'étude des noisetiers. Jour. Agr. Trop. **5**: 274.
FAEGRI, K. & P. DEUSE (1960). — Size variation in pollen grains with different treatments. Pollen et Spores **2**: 293-298.
FIRBAS, F. & I. (1958). — Über die Anzahl der Keimporen der Pollenkörner von *Carpinus betulus* L. Veröff. d. Geobot. Inst. Rubel. Zürich, Heft **34**: 45-52.
FOSTER, A. S. (1949). — Practical plant anatomy. D. Van Nostrand Co., New York.
— (1951). — Heterophylly and foliar venation in *Lacunaria*. Bull. Torrey Bot. Club, **78**: 382-400.
— (1956). — Plant idioblasts; remarkable examples of cell specialization. Protoplasma, **46**: 184-193.
GEITLER, L. (1943). — Fruchtformen der Hasel in Wildpopulationen. Öst. Bot. Zeit. **92**: 87-93.
GOESCHKE, F. (1887). — Die Haselnuss, ihre Arten und ihre Kultur. Berlin.
GREGUSS, P. (1959). — Holzanatomie der Europäischen Laubhölzer und Sträucher. Budapest.
GROSS, F. (1902). — Die Haselnuss, ihre Kultur und wirtschaftliche Bedeutung. Paul Parey, Berlin.
HAGERUP, O. (1942). — The morphology and biology of the *Corylus*-fruit. Biol. Medd. udg. af Danske Vidensk. Selsk. **17**: 6, København.
HALL, J. W. (1952). — The comparative anatomy and phylogeny of the *Betulaceae*. Bot. Gaz. **113** (3): 235-270.
HARTWIG, I. (1892). — Illustriertes Gehölzbuch. Paul Parey, Berlin.
HEGI, G. (1957). — Illustrierte Flora von Mittel-Europa. **III**. 1, *Betulaceae* p. 136, revised by K. H. Rechinger. Carl Hanser Verlag, München.
HJELMQVIST, H. (1948). — Studies on the floral morphology and phylogeny of the *Amentiferae*. Botaniska Notiser, Suppl. **2**: 1. Lund.
HOLMBOE, J. (1914). — Studies on the vegetation of Cyprus. (Based upon researches

Source : MNHN, Paris

during the spring and summer 1905). Bergens Mus. Skrifter. Ny Raekke **1**, 2: IV + 344 pp.

HOWES, F. N. (1948). — Nuts, their production and everyday uses. Faber & Faber Ltd., London.

HUTCHINSON, J. (1959). — The families of flowering plants. Vol. 1. Dicotyledons. Oxford.

INTERNATIONAL CODE OF BOTANICAL NOMENCLATURE (1961). — Adopted by the Ninth International Botanical Congress, Montreal, Aug. 1959), Utrecht.

JONES, S. G. (1939). — Introduction to floral mechanism. Blackie & Son Ltd., London.

KASAPLIGIL, B. (1951 *a*). — Bitki dokularinin saydamlastirilmasinda kullanilan metodlar (Methods used in clearing plant tissues). Biologi **1**, 5: 240-244.

— (1951 *b*). — Morphological and ontogenetic studies of *Umbellularia californica* Nutt. and *Laurus nobilis* L. Univ. Calif. Publ. Bot. **28**, 3: 115-240.

— (1963 *a*). — Le noisetier de Turquie. Musées de Genève **4**, 32: 8-10,

— (1963 *b*). — *Corylus colurna L.* and its varieties. Jour. Calif. Hort. Soc. Oct. **24**, 4 : 95-104 (1963).

KIRCHNER, O. V.; E. LOEW & C. SCHROTER (1913). — Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas **2**, 1: *Corylus*, pp. 146-166.

KRAUSE, K. (1930). — Beiträge zur Flora Kleinasiens V. Die in der Türkei vorkommenden Bäume und Sträucher. Repert. spec. nov. reg. veg. **3**, 11-16: 113-139.

KRÜSSMANN, G. (1959). — Handbuch der Laubgehölze. **1**, 5: 351-352 for *Corylus*. Paul Parey, Berlin & Hamburg.

MALLINJAUD, H. (1962). — La culture du Noisetier devrait naître et se propager en France. Rev. Hort. No. 2.246: 236.

METCALFE, C. R. & L. CHALK (1957). — Anatomy of the dicotyledons. Clarendon Press, Oxford.

NETOLITZKY, F. (1932). — Die Pflanzenhaare. In LINSBAUER's Handb. d. Pflanzenanatomie, vol. **4**, Lief. 29.

NICHOLSON, G. (1884). — The illustrated dictionary of gardening. London.

OSBORN, A. (1930). — The trec coryluses. Garden. Chron. No. 2250: 106-107.

PENZIG, O. (1894). — Pflanzen-Teratologie. Vol. 11. Angelo Ciminago, Genua.

PETIT, L. (1887). — Pétiole des dicotyledones au point de vue de l'anatomie comparée et de la taxonomie. Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 7, c: 342-354.

PHILIPSON, W. R. (1948). — The hazel nut. Illustr. London News, Sept. 25, 1948: 356.

PLA DALMAU, J. M. (1961). — Pollen. Talleres Gráficos D. C. P., Gerona (Spain).

PRAY, T. R. (1954). — Foliar venation of angiosperms I. Mature venation of *Liriodendron*. Amer. Jour. Bot. **41**: 663-670.

— (1955 *a*). — Foliar venation of angiosperms II. Histogenesis of the venation of *Liriodendron*. Amer. Jour. Bot. **42**: 18-27.

— (1955 *b*). — Foliar venation of Angiosperms III. Pattern and histology of the venation of *Hosta*. Amer. Jour. Bot. **42**: 611-618.

REED, C. A. (1926). — Nut-tree propagation. U. S. D. A. Farm. Bull. 1501.

REHDER, A. (1946). — Notes on some cultivated trees and shrubs, III. Jour. Arnold Arboretum **27**: 169-174.

— (1949). — Bibliography of cultivated trces and shrubs. Arnold Arboretum, Harvard Univ. Jamaica Plain, Mass.

REICHENBACH, H. G. L. (1849-1850). — Deutschlands Flora, **11-12**, *Amentaceae*. Friedrich Hofmeister, Leipzig.

RILSTONE, F. (1938). — The flowering of *Corylus avellana* Linn. Jour. Bot. **76**: 292-295.

SCHNEIDER, C. K. (1906). — Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde. *Corylus*: **1**: 144-150. Gustav Fischer, Jena.

SCHOCH-BODMER, H. (1936). — Zur Methodik der Grössenbestimmung von Pollenkörnern, mit besonderer Berücksichtigung von *Corylus avellana*. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges. **45**: 62-70.

SCHULZ, A. (1892). — Beiträge zur Morphologie und Biologie der Bluten. Ber. d. deutsch. Bot. Ges. **10**: 306-308.

Source : MNHN, Paris

SOLEREDER, H. (1908). — Systematic anatomy of the dicotyledons. Transl. by L. A. BOODLE and F. E. FRITSCH. Oxford.

TURRILL, W. B. (1956). — *Corylus maxima* var. *purpurea*, *Cupuliferae*. Curtis's Bot. Mag. **171**, tab. 268 and text.

WEIN, K. (1932). — Altweltliche Gehölze der europäischen Gärten im Wandel der Jahrhunderte. Mitt. d. deutsch. dendrolog. Ges. **44**: 130-152.

WEISS, F. E. (1932). — Some unusual female catkins of *Corylus*. Proc. Linn. Soc: **144**: 107-109.

WETTSTEIN, R. (1935). — Handbuch der systematischen Botanik. ed. 4, *Betulaceae*. II: 619. Franz Deuticke. Leipzig & Wien.

WINKLER, H. (1904). — *Betulaceae* in A. Engler's Pflanzenreich IV, **61**, *Corylus*: 44-56. Wilhelm Engelmann, Leipzig.

WODEHOUSE, R. P. (1959). — Pollen grains. Hafner Publ. Co., New York.

ZIMMERMANN, W. (1922). — Eigenartige Blutenverhältnisse bei *Alnus* und Beobachtungen an *Betula*, *Corylus* und *Carpinus*. Mitt. d. deutsch. dendrol. Ges. **32** 112-134.

Source : MNHN, Paris

UN NOUVEAU *DICRAEANTHUS* AFRICAIN (PODOSTEMONACEAE)

par

J. J. F. E. de Wilde
Laboratoire de taxonomie et de phytogéographie
Faculté d'Agriculture, Wageningen, Pays-Bas

et

J.-L. Guillaumet
Laboratoire de Botanique
O. R. S. T. O. M., Adiopodoumé, Côte d'Ivoire.

Durant une visite en Côte d'Ivoire de l'un d'entre nous au mois de novembre 1961, nous avons pu passer quelques jours dans la région de Soubré. Soubré est située sur le fleuve Sassandra, à quelques 110 km de son embouchure. Dans cette région, le Sassandra franchit de nombreux rapides et cataractes. Le 22 novembre, nous trouvions dans les rapides « Gribo », à 8 km en aval de Soubré, la nouvelle espèce de Podostemonacée décrite ici. Le 27, nous la retrouvions à l'endroit nommé « Nahoua », succession de rapides et de chutes, à 2 km en amont de Soubré. En cette saison, les nombreuses touffes rubannées de cette plante parmi les rochers aux passages les plus rapides du courant, ne peuvent pas passer inaperçues.

Dicraeanthus Taylorii J. J. De Wilde et J. L. Guill. sp. nov.

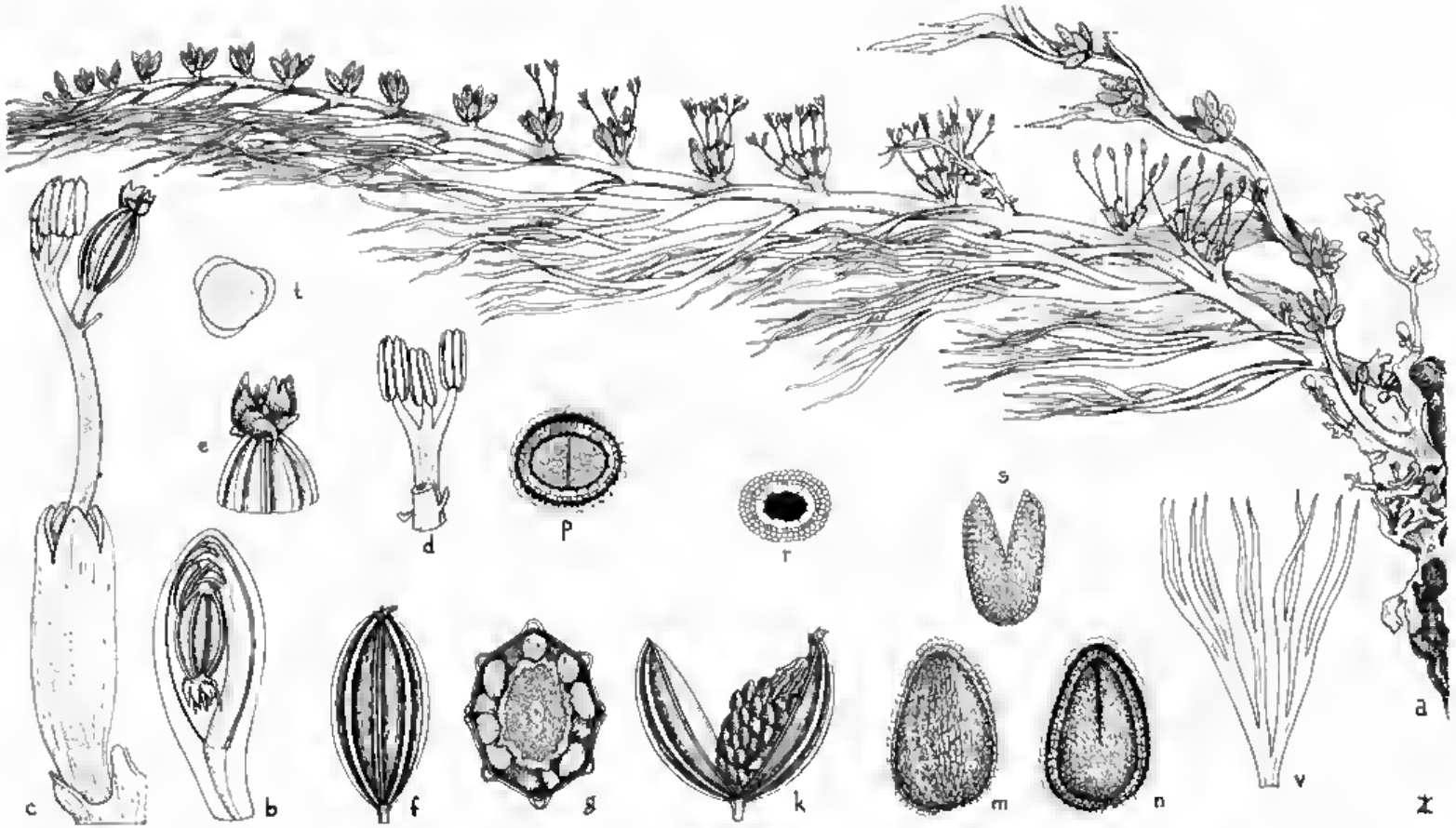
Herba caulescens, 80-85 cm longa; caules simplices vel ramosi, thallo basali saxis adhaerente. *Folia* usque ad c. 9 cm longa, 2-3-bifida, segmentis anguste liniaribus; unilateraliter affixa.

Spathellae 2-5, subfasciculatae, oppositifoliae vel suboppositifoliae, obovoideo-lanceolateae, c. 7,5-10,5 mm longae; basi breviter stipitatae, apice leviter umbonatae. *Flos* in spathella inversus; pedicellus c. 8 mm. longus, in parte superiori leviter curvatus, in parte inferiori spathellis adhaerens, post anthesin erectus usque ad c. 1,5 cm longus.

Tepala 2, acicularia, curvata, c. 0,5-0,7 mm longa. *Stamina* plerumque 2-3 vel raro 4-5; filamenta per anthesin c. 1-2,5 mm longa, andropodio c. 1-2 mm longo; antherae 1,5-2 mm longae et 0,5-0,75 mm latae; pollen anthera unicellulare.

Ovarium ellipsoideum, c. 2,5 mm longum et 1,5 mm latum, cum costis comissuralibus 8-costatum; gynophorium c. 1-1,5 mm longum; stigmata

Source : MNHN, Paris



Pl. 1. — *Dicraeanthus Taylorii* J. J. De Wilde et J. L. Guillaumet : **a**, port de la plante, fixée au rocher par son pseudo-thalle (× 1); **b**, fleur avant la rupture de la spathelle (la face antérieure de celle-ci est enlevée) (× 8); **c**, fleur épanouie (× 8); **d**, androcée, montrant également la base du gynophore et les tépales (× 8); **e**, partie supérieure de l'ovaire avec le stigmate en crêtes composées (× 16); **f**, fruit mûr (× 16); **g**, section transversale du fruit mûr (× 32); **k**, déhiscence du fruit (× 16); **m**, graine mûre (× 128); **n**, section longitudinale de la graine mûre (× 128); **p**, section transversale de la graine mûre (× 128); **r**, section transversale de la graine avant maturité (× 128); **s**, embryon (× 128); **t**, grain de pollen (× 1 600); **v**, feuille (× 1). (Échantillons De Wilde 3207; holotype WAG; isotype K, AEI).

Source : MNHN, Paris

cristata, persistentia vel demum decidua. Capsula ellipsoideo-oblonga, bivalvis, 2-2,5 mm longa, 1-1,5 mm lata; valvae praeter costas marginales 3-costatae.

ÉCHANTILLONS : De Wilde 3297, Ivory Coast. Gribo rapids in the Sassandra River, c. 8 km. SSE of Soubré. Stout aquatic herb on rocks, partly above, partly beneath the water surface, floating in swift-flowing water, and in the spray of waterfalls. 22 november 1961 (herb WAG, holotype; herb. K, ABI, Isotype). — J. L. Guillaumet 984, même matériel (Herb. P, BR, ABI.); J. L. Guillaumet 1019, chute « Nahoua ». Soubré 27 Nov. 1962 (Herb. P, ABI.).

Lors de l'identification de notre plante, il nous est apparu que deux genres devaient être considérés : *Dicraeanthus* Engl. et *Inversodicraea* Engl.

Le périanthe formé de deux petits tépales, la fleur inversée dans la spathelle avant la floraison, la capsule à huit côtés évoque le g. *Inversodicraea* Engl. (G. TAYLOR, 1954, p. 122.)

Mais *Dicraeanthus* avait été décrit antérieurement par ENGLER (A. ENGLER, 1907, p. 94).

« Flores zygomorphi. Tepala 2 minuta. Stamina 2 libera vel ima basi tantum paullum conjuncta, filamenta quam antherae utrinque breviter fissae breviora. Pollen bicellulare. Gynophorum quam ovarium elongato-claviforme 2-4-plo brevius; ovarii placenta centralis tenuiter cylindrica multiovulata; stigmata parva subulata. Capsula pallide brunnea, valvis linearibus 5-nerviis placenta dejecta persistentibus. Caules e thallo rupibus horizontaliter affixo lobato exeuntes, fluitantes valde elongati et ramosi, ramis angulosis subaequaliter foliatis. Folia profunde 2-3-fida, laciniis anguste linearibus, attamem haud capilliformibus. Inflorescentiae unilaterales cymosae, inferiores 6-20 florae, superiores 1-5 florae, pedunculis spathellarum fasciatis, pedicellis evolutis quam spathellae multotics longioribus ».

Une seule espèce, *D. africanus* Engl., du Cameroun et probablement aussi du Congo, représente ce genre monospécifique; une description de cette espèce suit illustrée d'une figure montrant le port et les détails floraux. (A. ENGLER, 1907, p. 95, fig. 1 et 96, description.)

Plus tard 2 *Podostemonacées* furent rapportées au genre *Dicraeanthus* puis ensuite exclues :

1. *Sphaerolhylax pusilla* Warming (1899), fut placée dans le genre *Dicreanthus* par C. H. Wright (J. G. BAKER et C. H. WRIGHT, 1913, p. 127) sous le nom de *D. pusillus* (Warm.) Wright. ENGLER, cependant remit cette espèce dans le genre *Inversodicraea* sous le nom d'*I. pusila* (Warm.) Engl. (A. ENGLER, 1926, p. 461). ENGLER justifiait ce transfert par la présence de 3 côtes (non comprises les commissures marginales) sur chaque valve de la capusle. Cela n'expliquait pas pourquoi l'espèce devait être placée dans le genre *Inversodicraea* plutôt que dans le genre *Dicraeanthus*.

2. A. CHEVALIER décrivit *Dicraeanthus parmelioides* en 1938 (A. CHEVALIER, 1938, p. 294, fig. 43 bis) mais ce nom fut rejeté par G. TAYLOR

Source : MNHN, Paris

Pl. 2. — *Dicraeanthus Taylorii* (J. J. De Wilde et J. L. Guillaumet : **1**, Port dans le courant rapide. Rapides Gribo, fleuve Sassandra, Côte-d'Ivoire; **2**, Port. Même localité.

Source : MNHN, Paris

et remplacé par celui de *Stonesia heterospathella* G. Tayl. (G. Taylor, 1953, p. 60) pour des raisons de nomenclature (description en français seulement) et de taxonomie.

G. Taylor (1963, p. 62) en rapportant *D. parmelioides* au genre *Stonesia* note que *Dicraeanthus* est « a monotypic genus of different and very distinctive habit having, among other divergent characters (comparé à *Stonesia!*), linear-oblong capsule valves with 5 ribs ».

Ainsi *Dicraeanthus* Engl. restait finalement un genre monospécifique jusqu'en 1961, date à laquelle Hess décrivit 2 *Dicraeanthus* du Cameroun (H. Hess, 1961).

— Le genre *Inversodicraea* fut proposé par Engler en 1915 (A. Engler et O. Drude, 1915, p. 271-275). Engler notait que ce genre était antérieurement inclus dans le genre *Dicraea* (sic : en fait *Dicraeia*), dont il le séparait en raison de la fleur inversée dans la spathelle avant rupture. Il mentionnait plusieurs espèces.

Les analyses des genres *Dicraeanthus* Engl. et *Inversodicraea* Engl. données dans la révision des *Podostemonacées* d'Engler (1913, p. 46 et 53) n'indiquent pas d'autres différences que des filaments staminaux libres ou seulement un peu soudés à la base, un placenta mince et cylindrique et le pollen en diades chez *Dicraeanthus*, un andropode distinct, un placenta épais et le pollen uni — ou bicellulaire chez *Inversodicraea*. La clé des genres donnée par Engler (1930, p. 28-30) ne permet pas de mieux distinguer ces deux genres.

Lorsque H. Hess (1961) décrivit deux nouvelles *Podostémonacées* du Cameroun (*Dicraeanthus ramosus* H. Hess et *D. Zehnderi* H. Hess), il fut aussi amené à envisager le problème des différences génériques entre *Dicraeanthus* et *Inversodicraea*. Il plaça ces deux nouvelles espèces dans le genre *Dicraeanthus* (l'andropode de *D. ramosus* varie de 0,1 à 0,4 mm, tandis que celui du *D. Zehnderi* peut atteindre 3 mm). Hess en vint à la conclusion que la présence ou l'absence d'un andropode est extrêmement difficile à préciser quand il faut séparer les deux genres considérés, notamment il remarque que l'andropode de l'espèce type *D. africanus* Engl., bien que court et variant de 0,2 à 0,4 mm, est toujours présent.

Engler, dans la diagnose originale du genre *Dicraeanthus* (1907, p. 91), décrit les étamines comme libres ou très légèrement soudées à la base (voir le texte de la diagnose latine donnée ci-dessus) alors qu'il attribue à la seule espèce connue par lui un androphore nul (« androphoro nullo ») ce qui signifie seulement : étamines libres.

Pour séparer les deux genres, H. Hess mentionne comme nouveau caractère la forme et la position des stigmates : « Les deux genres se distinguent, quant aux fleurs uniquement par la forme et la position des stigmates : chez *Dicraeanthus* les stigmates sont obliquement coniques, ordinairement soudés à la base, et tant durant la floraison que la fructification disposés dans l'axe du fruit. Chez *Inversodicraea* les stigmates sont filiformes, libres et recourbés en arrière ou penchés en vieillissant »

Source : MNHN, Paris

Pl. 3. — *Dicraeanthus Taylorii* J. J. De Wilde et J. L. Guillaumet : **1**, Photo montrant les tiges typiquement en « zigzag ». Même localité que Pl. 2; **2**, Plantes avec les fleurs, ordinairement au-dessus de la surface de l'eau. Même localité.

Source : MNHN, Paris

(H. Hess, 1961, p. 186.) Finalement son opinion est qu'il est douteux que de telles différences soient suffisantes pour maintenir ces deux genres.

Il est remarquable de constater que H. Hess ne mentionne nulle part l'étude de G. Taylor (1953). Les excellentes figures de ce travail, partiellement exécutées d'après des échantillons conservés dans l'alcool, montrent deux sortes de stigmates chez les *Inversodicraea*. Dans les publications d'Engler (*loc. cit.*), figurent également les deux formes. Dans la diagnose d'*Inversodicraea monanthera* Hess (H. Hess, 1953, p. 367), espèce découverte par H. Hess en Angola, les stigmates sont décrits comme « fusiformes ou lobés ». La description suggère plutôt le stigmate caractéristique des *Diacraeanthus*. L'étude de la forme et de la disposition des stigmates du présent spécimen, provenant de Côte d'Ivoire, ne permet pas de préciser sa vraie position.

— Actuellement, il semble que nos connaissances soient insuffisantes pour parvenir à séparer *Dicraeanthus* et *Inversodicraea*. On ne peut pas repousser cependant la possibilité de maintenir, par une étude ultérieure, deux genres dans ce complexe, plutôt variable, mais aucun fait n'est à notre disposition pour nous permettre de le faire ici. Nous ne pouvons pas non plus trouver de raisons suffisantes pour écarter cette nouvelle espèce du genre *Dicraeanthus*. Il est vrai qu'ainsi une espèce à pollen en grains unicellulaires entre dans le genre *Dicraeanthus*, ceci nous semble acceptable puisque monades et diades sont admises pour les *Inversodicraea*. Il faut noter que c'est la première espèce de *Dicraeanthus* présente aussi loin à l'ouest en Afrique Tropicale que la Côte d'Ivoire. Son port général ressemble beaucoup à celui du *Dicraeanthus africanus* Engl., à la face supérieure des tiges les spathes s'opposent aux feuilles immergées pendantes; sur les photographies 3 et 4 et sur le dessin on remarquera les tiges particulières du *D. Taylorii* : en « zigzag » [1].

Note : *Dicraeanthus Taylorii* est nommé en l'honneur de Sir George Taylor, Directeur du Jardin Botanique Royal de Kew, en reconnaissance de son travail sur les Podostemonacées de l'Ouest africain.

Nous remercions vivement M. le Professeur H. C. C. D. de Wit pour ses conseils. Nous exprimons notre gratitude à Mlle Ike Zeewold pour ses très belles illustrations.

Bibliographie

J. G. Baker et C. H. Wright. — *Podostemaceae* in W. T. Thiselton-Dyer — Flora of Tropical Africa. **6**, 1 : 120-130 (1913).

A. Chevalier. — Flore vivante de l'Afrique occidentale française. 1 (1938).

1. Au moment de la mise au point des épreuves de l'article de mes amis J. J. F. E. de Wilde et J. L. Guillaumet, un lot de spécimens stériles de *Dicraeanthus* a été trouvé dans les collections innomées du Muséum de Paris : E. Annet n° 498, Edea, région forestière et chutes de la Sanaga, 4-10 juillet 1918. — La localité étant la même que celle du type de *D. africanus* Engler, je crois pouvoir affirmer, compte tenu, de la très grande ressemblance avec la figure d'Engler, qu'il s'agit bien de cette espèce. Il convient de remarquer que les échantillons d'Annet, longs de 30-35 cm, présentent à sec le même aspect en « zigzag » que les tiges de la nouvelle espèce. On ne peut qu'insister sur la très grande affinité qui existe entre *D. africanus* et *D. Taylorii*. — Note de Nicolas Hallé.

Source : MNHN, Paris

A. Engler. — *Podostemonaceae africaneae*. II. — Engl. Bot. Jahrb. **38** : 94-98 (1907).
A. Engler. — *Podostemonaceae africaneae*. IV. — Engl. Bot. Jahrb. **60** : 451-467 (1926).
A. Engler. — Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2e éd. 18 a (1930).
A. Engler et O. Drude. — Die Vegetation der Erde. IX. Pflanzenwelt Afrikas. III, 1 (1915).
H. Hess. — *Podostemonaceae* aus französich Kamerun. Ber. Geobot. Inst. Rübel. **32** : 186-192 (1961).
H. Hess. — Über die Familien der *Podostemonaceae* und *Hydrostachyaceae* in Angola. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **63** : 360-383 (1953).
G. Taylor. — Notes on *Podostemaceae* for the revision of the Flora of West Tropical Africa. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Bot. **1**, 3 : 53-79 (1953).
G. Taylor. — *Podostemaceae* in J. Hutchinson et J. M. Dalziel. — Flora of Tropical Africa. 2 ed. **1**, 1 : 122-127 (1954).
E. Warming. — Familien *Podostemonaceae*. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter **6** : 1-50 (1899).

Source : MNHN, Paris

NOTE SUR DEUX *GREWIA* AFRICAINS

par R. Capuron

Jussieu, dans sa description du *G. mollis*, cite deux échantillons, l'un provenant du Sénégal, l'autre de l'Oware. Ce dernier (conservé dans l'Herbier Jussieu, dans le folio 12567 A) a été communiqué à l'auteur par Palisot de Beauvois. Il ne porte que de très jeunes boutons et Jussieu a eu beaucoup de difficultés pour les analyser; un label, écrit de sa main, en témoigne : "in flore nondum aperto, semidecomposito, difficile emolliendo, vidi imperfecta sequentia... »; l'analyse est suivie de l'indication « melius observata in herb. Richard »; sur le determinavit Jussieu ajoute encore : « Specimen perfectus apud D. Richard. » Cet échantillon de l'Herbier Richard, après être passé dans l'Herbier E. Drake, est actuellement conservé dans l'Herbier d'Afrique du Muséum de Paris; Jussieu lui-même l'a déterminé : « *Grewia mollis* Juss. ann. mus. 4. 91. » Il s'agit d'une plante récoltée par Dupuis, portant simplement comme indication de localité la mention « Africae » mais qui est très probablement[1] celle citée par Jussieu comme provenant du Sénégal. L'échantillon de Dupuis portant des jeunes fruits, des boutons assez développés et une fleur épanouie est incontestablement celui qui a servi à Jussieu pour décrire son espèce; c'est par suite lui que nous choisirons comme Type du *G. mollis* Jussieu; il ne fait d'ailleurs aucun doute qu'il appartient à la même espèce que l'échantillon de l'Oware (les caractères foliaires sont tout à fait concordants). Cette observation n'aurait guère d'intérêt si là devaient s'arrêter nos conclusions. Mais l'examen de la plante de Dupuis montre que les botanistes ont mal interprété la description de Jussieu et que le *Grewia mollis* des auteurs n'est pas celui de Jussieu. Le *Grewia mollis* Jussieu n'appartient pas à la section *Axillares* Burr. mais à la section *Grewia* (sect. *Oppositiflorae* Burr.) et il est identique à l'espèce qui fut décrite plus tard (1807) par Palisot de Beauvois sous le nom de *Grewia pubescens*. Ce dernier nom doit donc disparaître et céder la place à celui de Jussieu. Quant au *Grewia mollis* Auct. non Juss. il devra s'appeler *G. venusta* Fresen,. Fresenius paraissant être le premier auteur à l'avoir décrite.

Les deux synonymies que nous proposons s'établissent comme suit :

Grewia mollis Juss., Ann. Mus. Hist. Nat. Paris, **4** : 91 (1803), non Auct. — *Grewia pubescens* P. Beauv., Fl. Oware, **2** : 76, tab. 108 (1807).

1. « Dupuis, ancien jardinier en chef du jardin des Tuileries et botaniste très zelé, dont le précieux herbier, rempli de plantes sénégalaises... » (Guillemin, Perrotet et Richard, Florae senegambiae tentamen, I, 148, in obs.).

Source : MNHN, Paris

Grewia venusta Fresenius, Mus. Senckenb. **2** : 159, tab. **10** (1837). — *Grewia mollis* Auct. mult., non Juss.

Signalons en terminant que l'échantillon Adanson 72 C conservé dans l'Herbier Jussieu (fol. 12567 B) et déterminé comme *G. mollis* Juss. est en réalité un *Grewia flavescens* Juss.

Source : MNHN, Paris

ARISTOLOCHIA EMBERGERI

ESPÈCE NOUVELLE DE LA FORET DENSE IVOIRIENNE

par

R. Nozeran et N. Hallé

La nouvelle espèce étudiée ci-dessous a été découverte en Côte d'Ivoire en septembre 1955 au bord d'une petite rivière dans la forêt dense peu dégradée des environs de Ndzida (environ 20 km au N-O de Grand Lahou). Nous citons ci-dessous une seconde localité de Sierra Leone. Cette plante, à habitat très dispersé, est une des rares *Aristolochia* s.s. de forêt tropical humide.

L'espèce la plus voisine est l'*Aristolochia albida* Duchartre; cette dernière, à habitat soudanien, paraît avoir été récoltée rarement en Côte d'Ivoire, et seulement dans la région soudanienne de ce pays (Aké Assi 668, route de Satama à Sokora près de Dabakala, 1948, IA[1]; Aké Assi 3005, Ouangolodougou, au N de Ferkessédougou, 1955, IA). *A. albida* est très glabre, notamment dans ses très jeunes extrémités et ses bractées; ses inflorescences sont ordinairement très allongées et les préfeuilles sont largement amplexicaules et toutes très développées, plus ou moins orbiculaires et foliacées; son fruit, très atténué à la base, est au contraire brièvement obtus chez notre espèce.

Voici la diagnose de cette plante rare que nous dédions à M. le Professeur L. Emberger, Directeur de l'Institut Botanique de Montpellier.

Aristolochia Embergeri R. Nozeran et N. Hallé sp. nov.

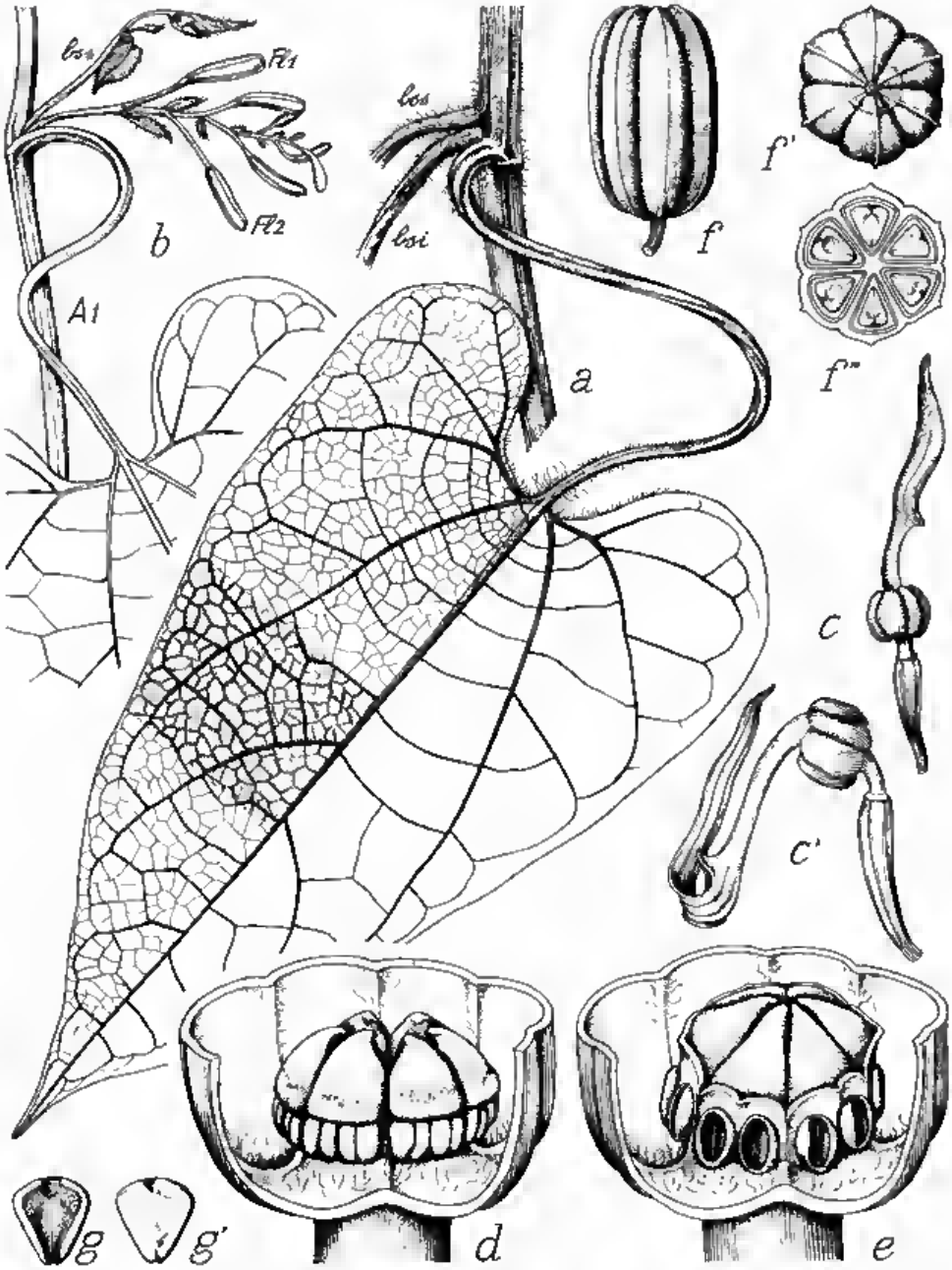
Affinis *A. albidae* Duchartre, sed prefolii florum minutis et foliis longioribus differt.

Lianula. Caulis herbaceus volubilis, infra lignosus et suberosus (5 mm diam. in typo). Internodia 7-11 mm longa, circ. 1-2 mm lata, glabra, in longitudinem striata.

Folia alterna petiolata stipulis nullis. Petiolum gracile flexuosum ± contortum, parce puberulum, 3-6(7) cm longum. Lamina subsagittata 9-14 (17) cm longa, 4,5-10 cm lata, basi alte cordata, acumine lanceolato attenuato, apiculo protento 1-2 mm longo, supra glabra, infra puberula, praecipue in nervis. Nervi basales pedatosi 3-4 utrinque, laterales haud basales circ.

1. IA = Institut d'Adiopodoumé près d'Abidjan (= ABI).

Source : MNHN, Paris



Pl. I. — *Aristolochia Embergeri* R. Nozeran et N. Hallé : **a**, face inférieure (pilosité figurée seulement sur une portion de la surface du limbe); **b**, aspect de l'inflorescence après la chute des périanthes; **c** et **c'**, aspect de la fleur au début et à la fin de l'anthèse; **d**, couronne stigmatique et anthères avant la déhiscence des thèques; **e**, idem après dispersion du pollen; **f**, **f'** et **f''**, fruit de profil, en vue apicale et en coupe; **g** et **g'**, graine, vue des deux faces. — Pour les dimensions se reporter à la diagnose; pour les indications complémentaires voir la fig. 2.

Source : MNHN, Paris

3 utrinque, reticulum densum et conspicuum. 2-3 gemmae axillares superpositae per folium.

Inflorescentiae axillares pauci vel pluriflorae cymosae unipares helicoïdeae. Prefolia per florem unica, 1-3(5) mm longa, vix 1-1,5 mm lata, acuta, puberula.

Flos bilateralis pedicello ovariifero circ. 1 cm longo. Perianthium 2-3,5 cm longum, ad imum bullosum 4-6 mm diam., faucibus tubulosis 4-10 mm longis, labello linguiformi apiculato 14-18 mm longo, protento deinde in ore refracto. Stamina 6, thecis 2, locellis 4, rimis longitudinalibus. Ovarium inferum 6-carpellatum multiovulatum. Styli breves conici, supra staminas inserti.

Capsula siccata dehiscens ± cylindroïdea, circ. 3 cm longa × 2 cm lata, 6 sulcata, basi vix subattenuata, apice subdepresso.

Semina complanata triangulata circ. 6 mm longa.

Matériel étudié : Nozeran 5591 (typus P), Ndzida, Côte d'Ivoire, septembre 1955, en forêt près d'une rivière, fl. — Autres spécimens provenant du même pied : Nozeran 5591 *bis*, octobre 1955 et février 1961 (P), fl. et fr.; Aké Assi 3133 (IA). — Autre matériel (identification établie par Aké Assi) : Deighton 3832, Gegbwema, Gorahun, Sierra Leone (K).

La garniture chromosomique, étudiée par S. Mangenot sur des méristèmes de racines de jeunes plantules, comporte 2n = 12 chromosomes.

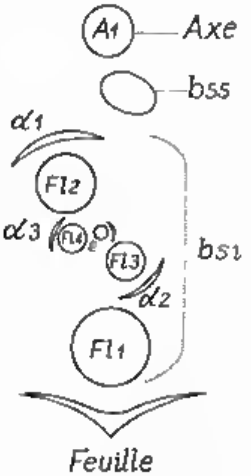
La nouvelle espèce présente en outre des caractères intéressants qui se rapportent aux inflorescences.

Celles-ci sont portées par les rameaux végétatifs dont les feuilles axillent une série de 2 ou 3 bourgeons. Lorsqu'il s'agit d'une série de 2 bourgeons, l'inflorescence est issue du bourgeon sérial inférieur *(bsi)*, le supérieur *(bss)* étant végétatif et à début de développement anticipé, avec un long hypoprophylle, mais en général inhibé ensuite. Lorsqu'il y a 3 bourgeons (cas moins fréquent) l'inflorescence est issue du bourgeon médian, le bourgeon inférieur est latent, le supérieur, comme dans le cas d'une série à 2 bourgeons axillaires, présente un début de développement anticipé.

Nous avons noté que les bourgeons (végétatifs ou inflorescentiels) d'une série de 2 sont le plus souvent antidromes; lorsqu'il y a une série, de 3, deux de ceux-ci, à l'inférieur et le supérieur, sont homodromes entre eux et antidromes du bourgeon médian inflorescentiel.

Dans de très rares cas nous avons pu observer le développement en inflorescence des deux bourgeons d'une série binaire.

L'étude de l'arrangement des fleurs montre qu'elles sont disposées en une cyme unipare, chacune d'elles étant munie d'une seule préfeuille, comme chez les monocotylédones. L'existence d'une préfeuille



Pl. 2. — *Aristolochia Embergeri*, diagramme de l'inflorescence : *bss*, bourgeon sérial supérieur; *bsi*, bourgeon sérial inférieur.

Source : MNHN, Paris

unique chez les Aristolochiacées a déjà été signalée par les auteurs.

Dans le cas de l'inflorescence d'*Aristolochia Embergeri*, la préfeuille α1 n'est pas exactement adossée à l'axe A1 émetteur de la fleur Fl_1, mais insérée légèrement en oblique par rapport à lui. Elle sert de bractée à une nouvelle fleur Fl_2, munie elle-même d'une préfeuille α2 et ainsi de suite. Il y a jusqu'à 8 (12) fleurs, développées, chacune, à l'aisselle de la préfeuille de la fleur précédente. Les préfeuilles successives sont de plus en plus réduites; les premières peuvent présenter encore un reste très réduit de limbe chlorophyllien, les autres ne sont plus que des écailles (ce n'est pas du tout le cas chez *A. albida*).

L'examen de l'inflorescence montre que ses axes successifs sont homodromes, la préfeuille étant située toujours dans la même position relative. On a donc affaire à une cyme typiquement hélicoïde puisqu'elle est à ramifications homodromes. Elle ne répond pas au schéma classique où la préfeuille est en position croisée par rapport à la bractée et à l'axe émetteur; au contraire, elle se trouve presque adossée à cet axe.

Ce n'est pas non plus l'inflorescence décrite par Eichler (1) sous le nom de Fächel (éventail) où les préfeuilles successives sont exactement adossées. Un tel type d'inflorescence a été signalé chez les Aristolochiacées-Apamées par A. Weisse (3).

Il s'agit d'une inflorescence intermédiaire entre la cyme hélicoïde typique et la cyme en « éventail » d'Eichler. Un tel type d'inflorescence existe chez d'autres Aristoloches; nous l'avons observé notamment chez *A. albida*.

Le problème se pose de savoir si la préfeuille de chaque fleur correspond à α ou à β. S'il s'agit de β cela implique que α avorte régulièrement. Une observation, malheureusement unique, nous incite à penser qu'il s'agit de α. En effet, dans une inflorescence nous avons observé une fleur présentant 2 préfeuilles, α et β. Or la préfeuille α était située dans la même position que la préfeuille unique des autres fleurs, mais, ici, elle ne présentait pas de bourgeon axillaire. A l'aisselle de β, par contre, une fleur s'est développée; il convient de signaler qu'elle est homodrome des autres fleurs de l'inflorescence, ce qui implique, dans la mesure où l'on peut raisonner sur un seul cas, que les produits axillaires de α et β sont homodromes, aussi bien entre eux que du rameau qui les porte. S'il en est bien ainsi, on aurait une inflorescence cymeuse exclusivement développée en α et appartenant au « type Amaryllidacées » (2 : 54) précédemment décrit par l'un de nous.

Références bibliographiques

(1) A. W. Eichler. — Blüthendiagramme 2 : 529 (1878).
(2) R. Nozeran. — Contribution à l'étude de quelques structures florales. Ann. Sc. Nat. Bot. **2** (1955).
(3) A. Weisse. — Zur Kenntnis von Blattstellung und Blutenstand der Aristolochiaceen, Berichte der Deutsch. Bot. Gesellsch. **45** : 229 (1927).

Source : MNHN, Paris

LES LORANTHACÉES DE MADAGASCAR ET DES ARCHIPELS VOISINS

par S. Balle

INTRODUCTION

Les Loranthacées sont représentées à Madagascar et dans les Archipels voisins par 4 genres, dont 2 endémiques de Loranthoïdées *(Bakerella* et *Socratina)* et 2 de Viscoïdées à aire très étendue *(Korthalsella* et *Viscum)* (cf. Pl. 1). Plus de 600 spécimens observés s'y répartissent en 51 espèces.

Si, à Madagascar et dans les Archipels voisins, on ne compte que 2 genres de Loranthoïdées, on en trouve une vingtaine sur le Continent africain et une dizaine en Inde. Par contre, des Viscoïdées on ne connaît qu'un genre de plus *(Arceuthobium)* en Afrique continentale qu'à Madagascar et il y est très rare (une seule espèce, représentée par quelques spécimens seulement en Éthiopie); en Inde, on trouve, outre les 3 genres précités de Viscoïdées : *Ginalhoa* et *Nolothixos*.

Les caractères des Loranthacées d'Afrique ont été récemment précisés (5) et seront repris, pour l'essentiel, dans la *Flore de Madagascar*, dont les *Loranthacées* paraîtront en même temps que ceci; ils ne seront donc pas répétés ici. Une énumération provisoire des genres africains de Loranthoïdées a été présentée dans Webbia (3) et quelque peu modifiée par la suite (1b); elle ne deviendra définitive qu'après confirmation, par une étude, en cours, des caractères palynologiques et anatomiques; mais, quelle que soit la classification générique qui sera finalement adoptée, on peut déjà voir que l'évolution des Loranthoïdées s'est faite d'une toute autre façon, à Madagascar et sur le Continent, que celle des Viscoïdées[1].

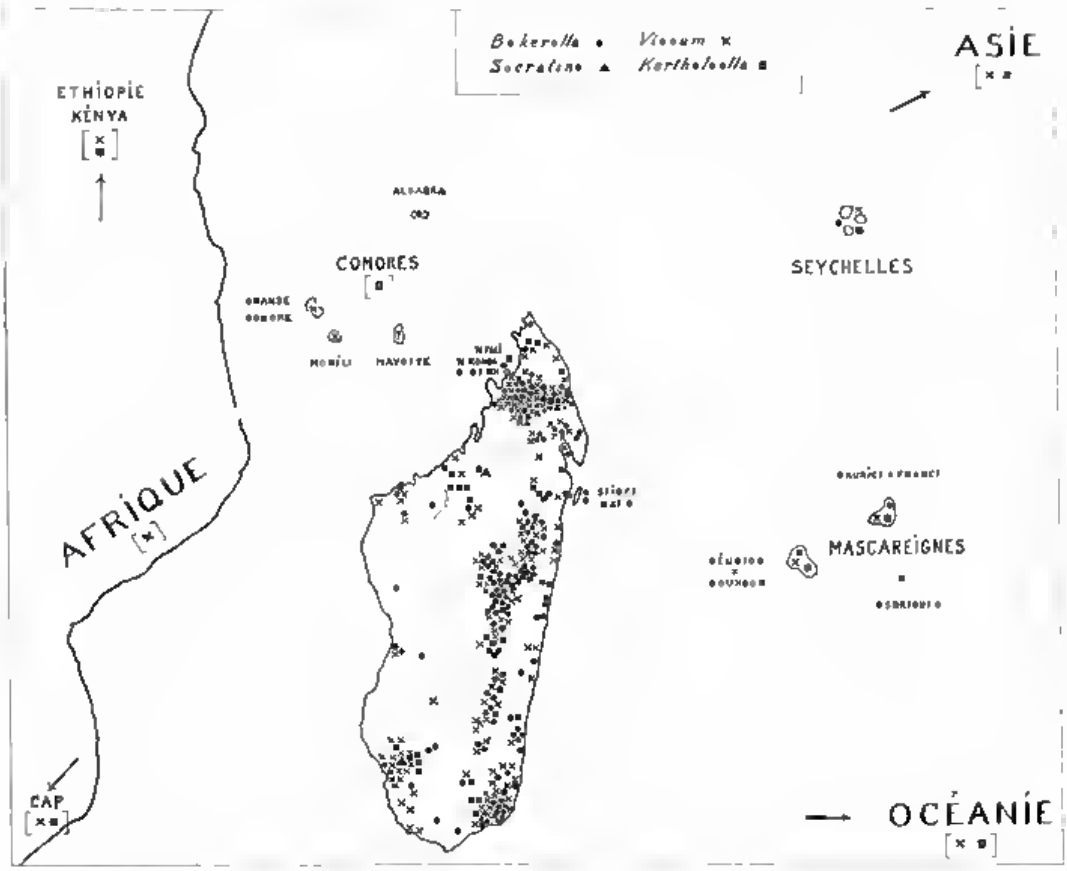
Pour la première sous-famille, on trouve, en Afrique continentale, un bouquet largement épanoui de groupes divers, apparentés les uns aux autres par des caractères plus ou moins nombreux; à Madagascar, on rencontre 2 groupes à la fois éloignés l'un de l'autre et différents de ceux d'Afrique : *Bakerella* assez primitif et homogène, est abondamment répandu dans toutes les parties de la Grande Ile et a même quelque peu colonisé les Archipels voisins; il est proche parent du genre indou *Taxillus*; *Socratina*, plus évolué, localisé dans 2 régions restreintes de l'Ouest de Madagascar où il s'est nettement diversifié, se rapproche le plus de

1. Considérées comme une famille par Maheswari et Johri (20) : voir Bibliographie.

Source : MNHN, Paris

« *Loranthus* » *remotus* Bak. et Sprague, espèce localisée de l'autre côté du Canal de Mozambique, qui mérite d'être séparée de toutes les autres, comme on le verra plus loin.

Pour la sous-famille des Viscoïdées, au contraire, on trouve 2 genres, représentés à la fois sur le Continent et dans les Archipels voisins : le plus grand, *Viscum*, a dispersé ses espèces dans l'Ancien Monde tout



Pl. 1. — Distribution des 4 genres de Loranthacées malgaches : **Bakerella**, 16 sp. : Madagascar et Iles côtières, 16 sp.; Comores, 1 var. de *B. clavata;* Mascareignes, 1 ssp. endémique de *B. hoyifolia;* Seychelles, 1 ssp. endémique de *B. clavata.* — **Socratina** : Madagascar, 2 sp. endémiques. — **Viscum**, env. 75 sp. : Madagascar et Iles côtières, 29 sp.; Comores, 1 sp. d'Afrique continentale et des Archipels; Mascareignes, 1 sp. orientale à Maurice et 1 sp d'Afrique continentale et des Archipels à la Réunion; Seychelles, 1 sp. d'Afrique continentale et des Archipels; Afrique continentale, env. 30 sp. et 1 sp. des Archipels; Asie, env. 18 sp.; Océanie, env. 6 sp. — **Korthalsella**, env. 20 sp. dont 1 commune à toutes les régions suivantes : Madagascar et Iles côtières (2 sp. endémiques en plus); Comores, Mascareignes et Seychelles; Afrique continentale; Asie (1 sp. en plus); Océanie (19 sp. en plus).

entier et montre des évolutions parallèles à Madagascar et sur le Continent à partir de souches à distribution surtout occidentale (Mésandres et Pluriflores) tandis qu'une autre souche, à distribution surtout orientale (Mésogynes) atteint à l'Ile Maurice (avec 1 seul spécimen) l'extrême limite occidentale de son aire. *Korthalsella*, largement distribué aussi en Indo-malaisie, a colonisé les Iles de l'Océan indien comme celles du Pacifique,

Source : MNHN, Paris

a différencié 2 endémiques à Madagascar et est représenté par une espèce dans l'Est du Continent africain, de l'Éthiopie au Cap.

Les matériaux d'herbiers ayant servi à cette étude proviennent, pour la plus grande part, des collections du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, où sont inclus des duplicatas des Herbiers de Tananarive, des Réserves Naturelles et du Service Forestier de Madagascar. Les holotypes des espèces de Baker, Scott Elliot et Turrill ont été prêtés par l'Herbarium de Kew; quelques spécimens ont été envoyés aussi par le British Museum de Londres, le Conservatoire de Genève, l'Herbarium de Réduit, l'Institut Botanique de Munich et celui de Vienne. Je remercie MM. les Directeurs de ces Institutions : Aubréville, Baehni, Cufodontis, Dandy, Merxmuler, Taylor, et Vaughan ainsi que MM. Humbert, directeur honoraire du Laboratoire de Phanérogamie du Muséum et Homes, directeur de l'Institut Botanique de l'Université de Bruxelles, pour l'aide dont, à chacun diversement, je leur suis redevable.

LORANTHOIDÉES

Les caractères généraux des Loranthoïdées d'Afrique ont été énumérés comparativement à ceux des Loranthoïdées des autres Continents dans Webbia (3); les caractères principaux de *Bakerella* y ont été cités et sa place déterminée parmi les autres genres africains (Tableau V et fig. 14; voir à ce sujet les observations au bas des pp. 15 et 14). Mais à *Socratina* il n'a été fait qu'une vague allusion, ce genre n'étant encore qu'insuffisamment connu alors. Il est décrit ci-dessous.

A. — **BAKERELLA** van Tiegh.

Distingué à la fin du siècle dernier, en même temps qu'une série d'autres, de la même sous-famille, dont *Taxillus* (29), et tous sommairement décrits, le genre *Bakerella* ne fut repris ni par les systématiciens qui étudièrent la flore d'Afrique, ni par Danser, spécialiste des Loranthacées d'Indomalaisie. Les premiers continuèrent d'accepter le genre *Loranthus* s. l. et y admirent *Bakerella* comme section (17) ou sous-section (21) du sous-genre (ou section) *Dendrophthoe;* le second l'inclut dans son genre *Taxillus* élargi (9) en compagnie de 3 autres genres de van Tieghem : *Locella* d'Inde, *Phyllodesmis* d'Asie orientale et de *Septulina* d'Afrique du Sud (29).

En ce qui concerne les Loranthoïdées de Madagascar, van Tieghem ne mentionnait, en créant le genre, que les 2 espèces de Baker *(B. microcuspis* et *diplocraler)* ajoutant qu'il faudrait, sans doute, y joindre quelques autres; il faisait apparemment allusion aux 9 autres espèces décrites par Baker, comme les 2 précitées, sur le matériel rapporté par Baron. Avant cela, avaient déjà été décrits 3 *Loranthus* malgaches : *L. clavatus* par Desrousseaux en 1789, *griseus* et *sordidus* par Scott Elliot en

Source : MNHN, Paris

1890. Par la suite, 2 nouvelles espèces, l'une de Madagascar *(L. madagascaricus)*, l'autre des Comores *(L. aldabrensis)* furent décrites respectivement par Hochreutiner en 1908 et par Turrill en 1918. Enfin H. Lecomte, en présence des riches récoltes de Perrier de la Bâthie, ajouta encore 9 nouvelles espèces et esquissa, très sommairement, en 1923, une vue d'ensemble des *Loranthus* de Madagascar, dont il énuméra les 27 espèces connues, en 1932, dans son Catalogue des Plantes de Madagascar. De celles-ci 11 ont été maintenues comme espèces, 7 comme sous-espèces ou variétés dans le genre *Bakerella* et 1 dans le genre *Socratina* tandis que les 8 autres tombaient en synonymie. En outre, 5 espèces 1 sous-espèce et 5 variétés nouvelles sont présentées ci-dessous; *B. microcuspis*, première espèce nommée pour ce genre est proposée comme espèce-type.

Danser a basé sa distinction des genres de Loranthoïdées presque exclusivement sur la structure de leurs inflorescences; c'était peut-être une bonne méthode en ce qui concerne celles d'Indomalaisie, où les inflorescences sont généralement bien et diversement développées et les fleurs moins variées, mais en Afrique où c'est le contraire, il est nécessaire de faire appel à d'autres caractères distinctifs. Il en résulte que si Danser avait peut-être raison de réunir les *Bakerella* de Madagascar aux *Taxillus* s.s. d'Inde, il ne l'avait probablement pas autant lorsqu'il y associait aussi étroitement les *Septulina* et les *Phyllodesmis*.

Comme Danser n'a pas donné de description exhaustive du genre *Taxillus* élargi, qu'il a plusieurs fois changé d'avis en ce qui concerne l'attribution à ce genre de certaines espèces intermédiaires entre les genres *Taxillus* s.l. et *Scurrula* L. [1], et, qu'au surplus, si l'on en excepte *Septulina* et *Bakerella*, les *Taxillus* de Danser ont une distribution exclusivement orientale, l'auteur s'en est tenu, dans l'attente d'une étude plus approfondie des espèces d'Asie en général et d'Inde en particulier, au seul groupe malgache, qui constitue un ensemble morphologiquement homogène et géographiquement bien délimité, auquel convient le nom générique de *Bakerella* van Tiegh. On en trouvera la description détaillée dans la *Flore de Madagascar*, les synonymes, la clé des espèces ainsi que leur description et leur représentation iconographique.

Ci-dessous sont énumérés et présentés les taxas nouveaux, leurs types, une vue d'ensemble montrant la variabilité du genre et la manière dont on peut supposer qu'il a évolué, sa distribution géographique ainsi que quelques caractéristiques morphologiques et anatomiques qui n'avaient point leur place dans la *Flore*. Ses caractères palynologiques seront précisés dans une étude en cours, relative à toutes les espèces africaines de cette famille (28).

1. **Bakerella ambongoensis** S. Balle, spec. nov. — Flore de Madagascar p. 37, fig. V, 9-11. — Pl. **4, 12.**

A speciebus *B. clavata*, *B. Perrieri* et *B. tandrokense* floribus basiinflatis

1. Notamment *T. nutolhaxoides* (Hance) Dans. et *pulverulenta* (Wall.) Dans.

Source : MNHN, Paris

axillaribus nunquam umbellatis, foliisque nervis laterales 2 (1) longe ascendentes emittentibus differt.

Type : Perrier de la Bâthie 1540 (holotype P); Ambongo, Iopy, bois sablonneux, sur différents arbustes; VI-1903.

Cette espèce est essentiellement caractérisée par la perte des ombelles (remplacées par des fleurs axillaires fasciculées ou solitaires), ce qui la sépare de *B. clavata* et aff.), par les dimensions de ses fleurs et la forme de ses boutons, jamais 5-ailés au sommet, ce qui l'éloigne de *B. tandrokensis*, par la nervation irrégulière de ses feuilles (la ou les 2 premières paires inférieures de nervures latérales étant plus accusées que les suivantes et subparallèles à la médiane) ce qui la distingue à la fois des 2 espèces précitées et de *B. Perrieri* dont les feuilles sont différentes de forme et plus petites, ainsi que par sa localisation géographique (endémique dans l'Ambongo). On n'en connaît ni les suçoirs, ni les fruits ni les hôtes.

Distribution : Iopy, Stampitsa, Majunga, Soalala, Beravi. — Pl. 6.

2. **Bakerella analamerensis** S. Balle, spec. nov. — Flore de Madagascar p. 16, fig. 1, 8-10.

A *B. hoyifolia* calycis haud regulariter 5-lobatis, alabastris subulatis ampulla longe ellipsoïdeo differt, *B. belohense* foliis oppositis latioribus floribus minoribusque differt.

Type : Humbert 19210 (holotype P); Analamera, forêt tropophile des collines et plateaux calcaires entre 50 et 400 m d'alt.; I-1938.

Cette espèce, connue uniquement par son type, endémique dans l'Ankarana, rappelle par son feuillage le *B. hoyifolia*, dont elle se différencie par la forme de ses boutons et le bord originellement entier de ses calices (qui peuvent, avec l'âge, se fendre ensuite longitudinalement); par ses boutons subulés, elle se place près de *B. belohensis*, mais en diffère totalement par la forme et la disposition de ses feuilles, ainsi que par les dimensions de ses fleurs et par sa localisation géographique. On n'en connaît ni les suçoirs, ni les fruits, ni les hôtes. — Pl. 6.

3. **Bakerella belohensis** S. Balle, spec. nov. — Flore de Madagascar p. 15, fig. I, 5-7.

A *B. collapsa* foliis alternis, floribus axillaribus, calycis duplo-triplo longioribus et ampulla apicalia alabastrorum subulata differt.

Type : Decary sans numéro b (holotype P); Beloha; II-1918.

Cette espèce qui, par ses caractères floraux se rapproche le plus de *B. analamerensis*, rappelle, par la forme de ses feuilles, *B. collapsa*, la seule autre espèce du genre à avoir aussi des limbes particulièrement étroits, mais elle s'en différencie par l'absence d'ombelles (remplacées par des fleurs isolées ou géminées), par ses calices plus courts, par les renflements apicaux non 5-ailés de ses boutons, par ses feuilles alternes et par sa localisation géographique (endémique dans le S-S-O de l'Ile et parasitant *Alluaudia procera* et *Euphorbia laro*). Ses feuilles glauques

Source : MNHN, Paris

atteindraient 2 mm d'épaisseur (Humbert). On n'en connaît pas les suçoirs.

Distribution: Benenitra, Beloha, Ambovombé et Amboasary. — Pl. 6.

4. **Bakerella clavata** (Desr.) S. Balle, comb. nov. — Flore de Madagascar p. 17. — Pl. 6.

A. — ssp. **clavata** : a[1] — var. **clavata**. — Flore de Madagascar, fig. I, 11-13.

Syn. : *Loranthus clavatus* Desr. in Lam., Encycl. Method. III : 598 (1789).

Type : Martin s.n. (holotype in herb. Deless.); sans lieu à Madagascar.

Distribution : Nossi Bé; Androranga, Andapa, Antalaha, Mananara, Zahaména, Ambatondrazaka, Ambodiriana, Vatomandry, Mananjary.

a[2]. — var. **aldabrensis** (Turr.) S. Balle, comb. nov. — Flore, fig. II, 9-10. — Pl. 4, **13**.

Syn. : *Loranthus aldabrensis* Turr., Kew Bull. : 203 (1918).

Seule variété de l'espèce habitant aussi hors de l'Ile; son type (Thomasset 229) provient de l'île Aldabra et aurait été récolté sur « Noia-Noné » en IV-1907 (holotype à K).

Distribution : Mt Ambre, Ankarana, Nossi Komba, Ilaut Sambirano, Beondroka, Ankaïzina, Ankarafantsika, Ambato-Boeni, Andrangoloaka. Manak Est, Soalala. Comores : Aldabra.

a[3]. — var. **amplifolia** (H. Lec.) S. Balle, comb. nov. — Flore, fig. II, 11-13.

Syn. : *Loranthus amplifolius* H. Lec., Not. Syst. I : 39 (1923) non Merrill.

Type : Perrier de la Bâthie 10701 (holotype à P); Tsaratanana, silve à lichens des cimes vers 2 000 m d'alt., sur divers arbustes; « boutons à base rougeâtre et fleurs rouge clair ».

Distribution : Les deux spécimens connus proviennent du Tsaratanana.

a[4]. — var. **Baronii** (Bak.) S. Balle, comb. nov. — Flore, fig. II, 1-3. — Pl. 2,7.

Syn. : *Loranthus Baronii* Bak., Trimen's Journ. Bot. : 266 (1882).

Type : Baron 20 (holotype à K); Betsileo; VI-1880.

Distribution : Ambatondrazaka, Bas-Matitana, Vohiparare, Fort Dauphin, Tsaratanana, Haute Sofia, Andilamena, Mandraka, Ankazobé, Anjojorobe, Moramanga, Manjakandriana, Antanamalaza, Ambatolampy, Ambositra, Betsileo, Ambatofinhandrahana, Ambatofitorohana, Fianarantsoa, Ambalavao, Ivohibe, Kalambatitra, Beampingaratra, Andohahela, Ampandrandrava, Amparihifarambolosy, Ankaramadmika, Ambalamanakana.

a[5]. — var. **elongalata** S. Balle, var. nov. — Flore, fig. II, 14-15.

A var. *aldabrense* perigoniis, pedunculis, pedicellatisque longioribus differt.

Source : MNHN, Paris

Type : Herb. Rés. Nat. Madag. 5052 (holotype P) ; Androy, Trananoro, Rés. XI, forêt humide ; III-1953.

Variété remarquable par l'élongation généralisée de ses organes floraux, localisée dans les forêts ombrophiles du S de l'Ile, entre 650 et 1 576 m d'alt., sur argiles latéritiques et granit. On n'en connaît pas les hôtes ; ses fleurs seraient roses (Keraudren).

Distribution : Mt Papanga, Vohimavo, Fort Dauphin, Trananoro.

a [6]. — var. **lenticellata** (Bak.) S. Balle, comb. nov. — Flore, fig. II, 4-8.

Syn. : *Loranthus lenticellatus* Bak., Journ. Linn. Soc. XVII : 278 (1881).

Type : Kitching sans n° (holotype K) ; Tanala ; en 1879.

Distribution : Tsaratanana, Marojejy, Anjanaharibe, Ambatoloana, Anjojorobe, La Mandraka, Tanala, Andringitra.

a [7].— var. **peralata** (H. Lec.) S. Balle, comb. nov. — Flore, fig. II, 16-17.

Syn. : *Loranthus peralatus* H. Lec., Not. Syst. I : 42 (1923).

Type : Perrier de la Bâthie 14185 (holotype P) ; bois littoraux près de Mahanoro ; sur arbustes, en IX-1921. « Fleurs bicolores roses et rouge sombre. »

Distribution : Mahanoro, Matitana, Fort Dauphin, Alaotra, Ambatondrazaka, Tsitondroïna, Moramanga, Mangoro moyen, Ambalavao, Ivohibe, Andringitra.

Cette variété présente parfois certaines fleurs à 4 pétales.

a [8]. — var. **tsaratanensis** (H. Lec.) S. Balle, comb. nov. — Flore, fig. II, 18-19.

Syn. : *Loranthus tsaratanensis* H. Lec., *loc. cit.*, p. 43.

Type : Perrier de la Bâthie 10703 (holotype P) ; Tsaratanana, silve à lichens vers 2 000 m d'alt., sur divers arbustes ; X-1912 ; « fleurs rouge-oranger, assez variables ».

Distribution : Lokoho, Ambatosoratra, Mahanoro, Tsaratanana, Mt Ambre.

B. — ssp. **sechellensis** (Bak.) S. Balle, comb. nov. — Pl. 2, **1-2**.

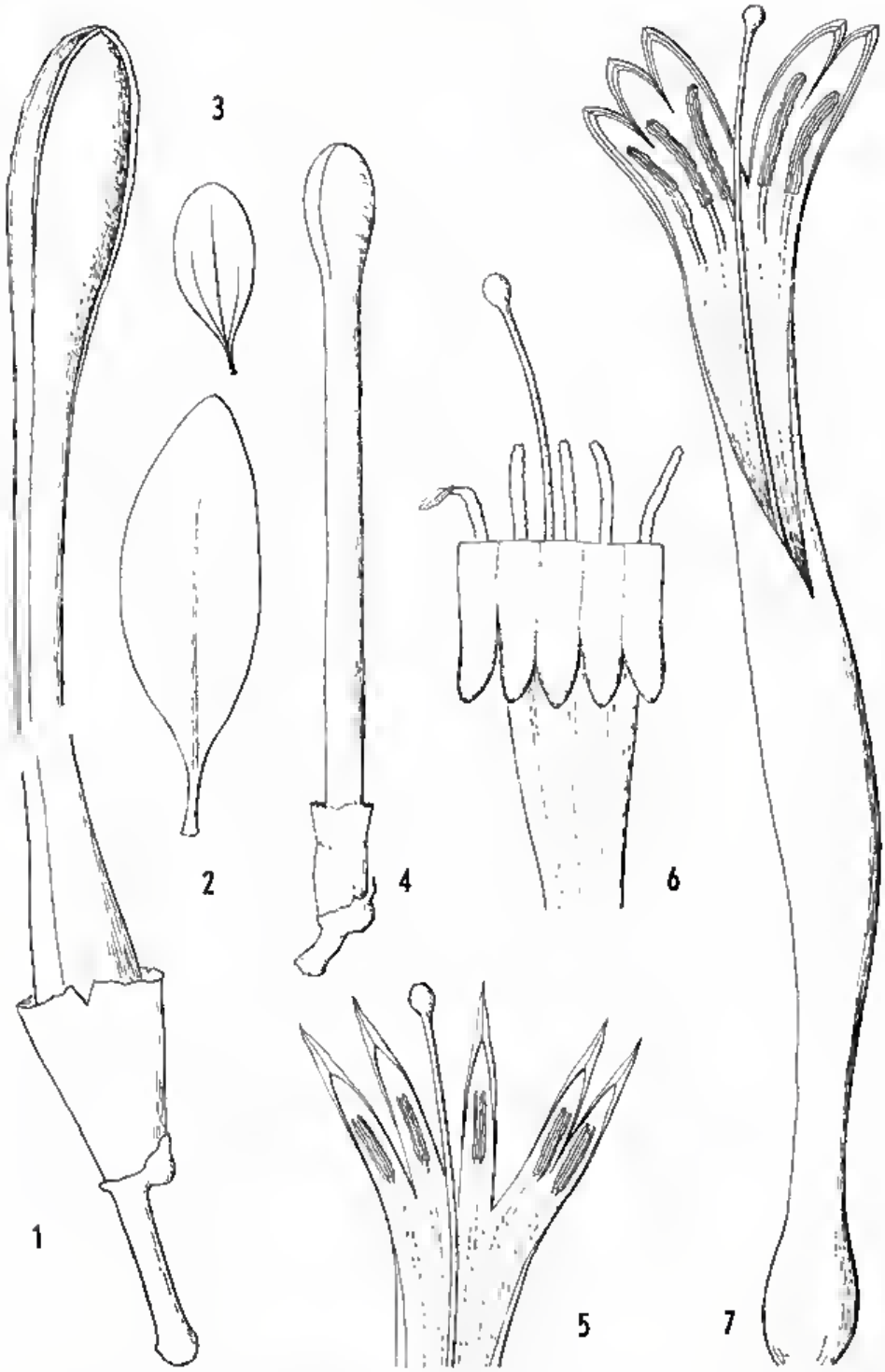
Syn. : *Loranthus sechellensis Bak.*, Fl. Maur. et Seych. : 135 (1877). — *Taxillus sechellensis* Danser, Verh. kon. Ak. Wet. Amsterd. afd. natk 2 de sect. XXIX, 6 : 126 (1933).

Type : Horne 571 (holotype K) ; Seychelles, Centre, vers 800 pieds d'alt., en 1874. Seul spécimen observé.

Feuilles à pétiole de 6-14 mm de long sur environ 2 et limbe oblong ou oblong-elliptique, rarement ovale-oblong, à sommet obtus et base progressivement rétrécie, de 7,5-10 cm sur 20-36 mm, épais et coriace, un peu discolore à sec, à nervure médiane généralement seule distincte ou avec 1-2 nervures latérales de chaque côté. Ombelles 2 (1)-flores, sessiles (pédoncule réduit à un socle de 2 alvéoles subcirculaires) ; pédicelles de 2-4 mm de long ; bractée obliquement cupuliforme atteignant ventralement environ 1/2 et dorsalement environ 1,5 mm de long.

Fleurs à réceptacle subobconique d'environ 3,5 mm de long et calice

Source : MNHN, Paris



Pl. 2. — **1**, bouton de *Bakerella clavata* ssp. *sechellensis* × 5 (Horme 571); **2**, feuille du précédent × ½; **3**, feuille de *B. hoyifolia* ssp. *Bojeri* × ½ (Bouton s. n°): **4**, bouton du précédent × 5; **5**, partie supérieure de la fleur de *B. microcuspis* × 5 (Baron 20) ;**6**, id. *B. Poissonii* var. *Poissonii* × 5 (Herb. Rés. Nat. Madag. 5186); **7**, corolle de *B. clavata* var *Baronii* × 5 (Baron 20).

Source : MNHN, Paris

à bord étalé d'environ 1,5 mm de long, subentier. Corolle à 4-5 pétales, inconnue à l'anthèse; bouton claviforme atteignant 30-37 mm de long à renflement apical 4-5-étroitement ailé; ailes un peu ondulées; filets subnuls; anthères linéaires d'environ 4 mm de long.

Cette plante s'apparente plus spécialement aux var. *aldabrensis* (localisée dans le Nord) et *clavata* (localisée dans l'Est) dont elle a la robustesse; elle s'en distingue surtout par son feuillage et sa localisation géographique mais l'insuffisance de matériel appelle confirmation.

5. **Bakerella collapsa** (H. Lec.) S. Balle, comb. nov. — Flore de Madagascar, p. 25, fig. III, 1-5.

Type : Perrier de la Bâthie 852 (holotype P); Morataitra, sur la Betsiboka près de Maevatanana, sur *Cephalanthus spathelliferus*

Distribution : les deux spécimens récoltés proviennent de la même région. — Pl. 6.

6. **Bakerella diplocrater** (Bak.) van Tiegh. — Flore p. 49, fig. VII, 1-3. — Pl. 4, **8-9** et **15**.

Type : Baron 1383, Analamazoatra (holotype à K; isotype à P).

Distribution : Zahaména, Ambatondrazaka, Analamazoatra, La Mandraka, Moramanga, Imerina, Mangoro, Beravina. — Pl. 6.

7. **Bakarella gonoclada** (Bak.) S. Balle, comb. nov. — Flore de Madagascar, p. 29, fig. IV, 1-3. — Pl. 4, **1-2**.

Type : Baron 296, Tanala (holotype à K).

Distribution : Manantenina, Maroa (baie d'Antongil), Analamazoatra, Anivorano, Tanala, Vatomandry, Ijanadiana, Ambohimarangitra, Ambatovola. — Pl. 6.

8. **Bakerella grisea** (Sc. Elliot) S. Balle, comb. nov. — Flore p. 32. — Pl. **4**, **5-6** et Pl. 6.

— var. **grisea** = *Loranthus griseus* Sc. Elliot, Journ. Linn. Soc. XXIX : 46 (1890). — Flore fig. IV, 4-6.

Type : Scott Elliot 2260 (holotype à K; isotype à P); bois entre Fort Dauphin et Vaingaindrano.

Distribution : Tsaratanana, Mangindrano, Beondroka, Ambatoharanana, Zahaména, Analamazoatra, Périnet, Brickaville, Farafangana, Vangaindrano, Tanandava sur Manampanihy.

— var. **alata** S. Balle, var. nov. — Flore, fig. IV, 7.

A var. *grisea* ampulla apicalia alabastrorum 5-alata differt.

Type : Humbert 28435 (holotype P); Andrambovato à l'E. du Fianarantsoa, forêt ombrophile sur latérite de gneiss entre 800-1 000 m d'alt., 1-1955.

Bien reconnaissable aux ailes étroites et un peu ondulées que présente le renflement apical du bouton près de son sommet, elle est localisée dans l'Andringitra (quatre spécimens connus); on n'en connaît pas les hôtes.

Source : MNHN, Paris

9. **Bakerella hoyifolia** (Bak.) S. Balle, comb. nov. — Flore p. 38. — Pl. 4, **3** et **14** et Pl. 6.

A. — ssp. **hoyifolia** : a[1]. — var. **hoyifolia.** — Flore de Madagascar fig. VI, 1-4.

Syn. : *Loranthus hoyifolius* Bak., Journ. Linn. Soc. XVIII : 277 (1881).

Type : Kitching s. n. (holotype K); Betsileo, en 1879.

Distribution : Androranga, Sihanaka, Sainte-Marie, Analamazoatra, Mangoro, Farafangana, Tananarive, Ankaramadmika, Betsileo, Bezong Bezong.

a[2]. — var. **basiinflata** S. Balle, var. nov. — Flore, fig. VI, 7.

A var. *hoyifolia* ampulla basalia alabastrorum differt.

Type : Humbert et Swingle 4847 (holotype P); Ambositra, forêt de Ranomena, vers 1350 m d'alt., VII-1928.

C'est la seule variété de cette espèce à posséder des boutons pourvus d'un renflement basal. On n'en connaît pas les hôtes.

Distribution : Ambondrombe et Ambositra.

a[3]. — var. **itrafanaombensis** S. Balle, var. nov. — Flore, fig. VI, 8.-9.

A var. *hoyifolia* bracteis fere duplo longioribus differt.

Type : Humbert 13461 (holotype P); Mt Itrafanaomby, forêt ombrophile des crêtes gneissiques entre 1600 et 1 963 m d'alt.; XII-1933.

C'est la seule variété malgache de cette espèce à avoir de longues bractées; elle n'est connue que par son type.

a[4]. — var. **Parkeri** (Bak.) S. Balle, comb. nov. — Flore, fig. VI, 5-6.

Syn. : *Loranthus Parkeri* Bak., Journ. Linn. Soc. XX : 245 (1883).

Type : Parker s.n. (holotype à K); forêt à Andrangoloaka.

Distribution : Antalaha, Haut Bemarivo, Soanierana, Analamazoatra, Tamatave, Manampanihy, Fort Dauphin, Marivorahona, Tsaratanana, Anjanaharibe, Antsianaka, Ambatondrazaka, Ankazobé, Andrangoloaka, Ambatoharanana, Ambositra, Namorona.

B. — ssp. **boïnensis** S. Balle, ssp. nov. — Flore, fig. VI, 10.

A ssp. *hoyifolia* semper unifloribus umbellatis differt.

Type : Perrier de la Bâthie 10643 (holotype P); Ambongo et Boïna, bords des rivières, sur *Eugenia;* VII-1906.

Localisée dans l'Ambongo-Boïna, cette sous-espèce se différencie par ses inflorescences en ombelles uniflores à axes très courts (fleurs subsessiles articulées sur un pédoncule atteignant rarement plus d'1 mm de long, rarement absents. Elle paraît parasiter exclusivement *Eugenia*.

Distribution : Boïna, Haut Bemarivo, La Beritzoka.

C. — ssp. **Bojeri** (Bak.) S. Balle, comb. nov. — Pl. 2, **3-4**.

Syn. : *Loranthus Bojeri* Bak., Fl. Maur. et Seych. : 135 (1877). — *L. Glulago* (Commers.) H. Lec., nom. in Herb. P. — *L. indicus* Bojer Hert. Maur. : 163 (1837) non Lam (1837) nec Desr. (1789) nec DC (1839). — *L. mauritianus* Bojer, nom. in herb. P.

Rameaux gris pâle, avec des lenticelles parfois très développées, à

Source : MNHN, Paris

extrémités aplaties-anguleuses, irrégulièrement sillonnés longitudinalement, présentant parfois un aspect noueux. Feuilles opposées, parfois alternes, rarement ternées, à pétiole de 4-10 mm de long sur 1-2 et limbe oblong, oblancéolé, obovale ou elliptique, à sommet arrondi ou obtus et base cunéiforme ou aiguë, de 4,5-9 cm sur 20-45 mm, épais et rigide, discolore, à marge un peu retroussée, à nervure médiane émettant, près de sa base, une paire de nervures latérales ascendantes et, comme elle, ± distinctes. Inflorescences axillaires, en ombelles subsessiles, 5-2 flores, fasciculées ou fleurs isolées; pédicelle ne dépassant pas 4 mm de long sur environ 3/4; bractée subunilatérale, ovale ou un peu gibbeuse, à bord subentier et sommet de divers types comme la ssp. *hoyifolia*, atteignant ventralement 1/3 et dorsalement jusqu'à 2 mm de long, parfois très largement étalée. Réceptable d'environ 2 mm et calice d'environ 1 mm de long, à bord peu distinctement 5-lobé. Corolle rouge à extrémité verte, de 14-25 mm de long; bouton d'abord claviforme, puis à renflement médian atteignant environ le diamètre du renflement apical, à sommet obtus ou arrondi; lobes paraissant demeurer cohérents en ligule presque jusqu'à leur extrémité; tube se fendant unilatéralement jusqu'à sa base; filets entièrement soudés au pétale opposé; anthères linéaires d'environ 2 mm de long; disque distinctement 5-gonal. Faux-fruit oblong-obovoïde, brun-foncé et lisse à sec, atteignant 10 mm sur 4.

Type : Bouton s.n. (holotype K); Ile Maurice, Gran Bassin, forêt épaisse et sombre, en 1864.

Distribution : Localisée dans les forêts des Iles Maurice et de la Réunion, notamment sur *Diospyros* et *Jambosa*.

Encore insuffisamment connue [1], cette plante paraît représenter un intermédiaire entre *B. hoyifolia*, dont elle aurait les boutons à renflement apical peu différencié et la nervation foliaire et *B. clavata* dont elle présenterait les calices à bord subentier.

10. **Bakerella mangindranensis** S. Balle, spec. nov. — Flore de Madagascar, p. 43 et fig. VI, 11-12. — Pl. 6.

A *B. hoyifolia* calycis lobis multo longioribus et angustioribus, corolla paulum longiora differt.

Type : Humbert et Capuron 25329 (holotype P) : Mangindrano septentrional, silve à lichens sur gneiss, entre 2 000-2 200 m d'alt.; I-1951.

Espèce essentiellement caractérisée par la structure tout à fait originale de ses calices profondément fendus en 5 lobes, étroitement triangulaires et recourbés vers l'extérieur. Par tous ses autres caractères, elle s'apparente à *B. hoyifolia*. Elle n'est connue que par son type. On ignore quels sont ses hôtes, la structure de ses suçoirs et celle de ses fruits.

11. **Bakerella microcuspis** (Bak.) van Tiegh., Bull. Soc. Bot. Fr. **42** : 244 (1895); Flore de Madagascar, p. 12, fig. I, 1-4. — Pl. 2, **5-6** et Pl. 4, **10**.

1. On connaît mal les fleurs adultes.

Source : MNHN, Paris

Type : Baron 54 (holotype K; isotype P); Betsileo.

Distribution : Ankaraoka, Analamazoatra, Moramanga, La Mandraka, Betsileo. — Pl. 6.

12. **Bakerella Perrieri** S. Balle, spec. nov. — Flore de Madagascar, p. 36, fig. V, 4-8.

A *B. tandrokense* floribus plus minusve duplo minoribus, corolla basiinflata foliis minoribus differt.

Type : Perrier de la Bâthie 16339 (holotype P); Tsaratanana, brousse éricoïde, vers 2 400 m d'alt., sur *Philippia;* IV-1924.

Espèce de haute altitude, à feuilles étroites, penninerves, relativement petites, habitant le Nord du Centre (les feuilles paraissant un peu plus grandes dans le Sud de ce secteur), à fleurs environ deux fois plus courtes que celles de *B. tandrokensis* et dont les boutons sont distinctement dilatés à la base, contrairement à ceux de cette dernière espèce. On l'a trouvée sur deux hôtes différents : *Philippia* et *Weinmannia.* Un des spécimens rapportés portait, sur certains organes (rameaux, feuilles, réceptacles) de petites protubérances, apparemment d'origine accidentelle, pouvant faire paraître les jeunes fruits verruqueux.

Distribution : Tsaratanana, Mangindrano, Ankaïzina. — Pl. 6.

13. **Bakerella Poissonii** (H. Lec.) S. Balle, comb. nov. — Flore de Madagascar, p. 45. — Pl. 2, **6**; Pl. 3, **4**, **7**, **11**; Pl. 6.

A. — ssp. **Poissonii** : a[1]. — var. **Poissonii.** — Flore, fig. VI, 13-14.

Syn. : *Loranthus Poissonii* H. Lec., Not. Syst. I : 39 (1923).

Type : Poisson 230 (holotype P); environ de Tuléar, sur « Varo »[1]; VI-1921.

Distribution : Analavenola, Manombo, Tuléar, Fiherenana, Betioky, Mahafaly, Androy, Ambovombe, Fort Dauphin.

a[2]. — var. **alata** S. Balle, var. nov.

A var. *Poissonii* ampulla apicalia alabastrorum 5-alata differt.

Type : Greve 1 (holotype P); Morondava, sans date.

Variété connue seulement par deux spécimens, dont un peut-être douteux (Humbert 28787, représenté par des fleurs et des feuilles isolées, provenant de la Haute-Malio Isalo). Elle se distingue par ses boutons à renflement apical nettement 5-ailé, rappelant plusieurs variétés de *B. clavata*, une de *B. Viguieri* et une de *B. grisea*, mais se distingue de ces espèces par les bractées et calices caduques, que l'on ne trouve que chez *B. Poissonii*. On n'en connaît pas les hôtes.

B. — ssp. **parvibracteata** (H. Lec.), S. Balle, comb. nov. — Flore p. 47, fig. VI, 15.

Syn. : *Loranthus parvibracteata* H. Lec., Not. Syst. I : 40 (1923).

Type : Perrier de la Bâthie 12672 (holotype P); Analamananara,

1. = *Hibiscus* ou *Givotia* (Humbert).

Source : MNHN, Paris

entre le Sahambana et l'Ihosy, forêt des pentes occidentales, vers 1 300 m d'alt., 1-1919.

Distribution : Ambohitantely, Tsinjoarivo, Sandrisoa, Ambalavao, Analamananara, Ambolo sur Mangoro.

14. **Bakerella tandrokensis** (H. Lec.) S. Balle, comb. nov. — Flore de Madagascar, p. 34, fig. VI, 1-3.

Syn. : *Loranthus tandrokensis* H. Lec., Not. Syst. 1 : 40 (1923).

Type : Perrier de la Bâthie 10667 (holotype P); Andringitra, col de Tandraka, vers 1 700 m d'alt.; IX-1911.

Distribution : Tsitondroïna, Andringitra. — Pl. 6.

15. **Bakerella tricostata** (H. Lec.) S. Balle, comb. nov. — Flore de Madagascar, p. 47, fig. VII, 4-6. — Pl. 3, **1-2** et **5**.

Syn. : *Loranthus tricostatus* H. Lec., Not. Syst. 1 : 41 (1923).

Type : Perrier de la Bâthie 12504 (holotype P); Sud de Matsiatra, vers 500 m d'alt., sur *Cephalanthus spathelliferus* et *Weinmannia* sp.

Distribution : Bemaraha, Morondava, Analafanja, Matsiatra, Ampandrandrava, Ambovombe. — Pl. 3, **3-4**, **6** et **7**. et Pl. 6.

16. **Bakerella Viguieri** (H. Lec.) S. Balle, comb. nov. — Flore de Madagascar, p. 26. — Pl. 6.

— var. **Viguieri**. — Flore, fig. III, 6-8.

Syn. : *Loranthus Viguieri* H. Lec., Not. Syst. 1 : 41 (1923).

Type : Humbert et Viguier 996 (holotype P); Andovoranto-Moramanga, vers 900 m d'alt.; X-1912; « fleurs rouge corail un peu lavées de jaune dans le haut ».

Distribution : Moramanga; Fort Dauphin.

— var. **marojejensis** S. Balle, var. nov. — Flore, fig. III, 9-11.

A var. *Viguieri* ampulla apicalia alabastrorum 5-alata differt.

Type : Humbert 22499 (holotype P); Marojejy O Manantenina, forêt ombrophile des pentes occidentales sur latérite de gneiss, vers 1 400 m d'alt. — XII-1948.

Cette variété est caractérisée par les renflements apicaux de ses boutons à 5 ailes ondulées [1] ce qui l'apparente aux variétés ailées de *B. clavata* qui ne présentent jamais d'ombelles uniflores. Elle est répandue dans les montagnes du Centre-Nord et existe aussi dans le Centre moyen.

Distribution : Tsaratanana, Anjanaharibe, Marojejy, Ambatosoratra, Haut Matitana.

CARACTÈRES DISTINCTIFS ET VARIABILITÉ

En ce qui concerne la morphologie de la plupart des organes (type d'inflorescence, structure des feuilles et des fleurs), la variabilité des

1. On trouve des intermédiaires à boutons ± largement ailés et parfois des fleurs à 4 pétales.

Source : MNHN, Paris

Bakerella est comparable à celle des grands genres de Loranthoïdées d'Afrique continentale [1] et l'examen des pollens montre, en première approximation, une structure semblable aussi pour toutes les Loranthoïdées de ce Continent (cf. Pl. 9).

Quelques espèces se reconnaissent aisément à des caractères morphologiques extrêmes ; feuilles particulièrement grandes de *B. grisea* et de *B. clavala* var. *amplifolia* ou petites de *B. microcuspis* et de *B. clavala* var. *lenticellata* ou étroites de *B. belohensis* et *collapsa ;* rameaux quadrangulaires de *B. gonoclada ;* boutons effilés de *B. analamerensis* et *belohensis*, longs calices cylindriques avec bractées profondément cupuliformes de *B. diplocrater* et *tricostata* et calices infundibuliformes à lobes étroitement triangulaires de *B. mangindranensis*.

Les fleurs, presque toujours à 5 pétales n'en ont que 4, exceptionnellement, seulement chez certaines variétés de *B. clavala, grisea* et *Viguieri* et ceci sans régularité; elles présentent dans l'ensemble, les mêmes variations qu'en Afrique continentale quant à la forme des boutons (à 1, 2 ou 3 renflements ± bien individualisés), aux dimensions des corolles (qui ont de 1,6-7 cm de long), à leur couleur (le plus souvent rouge, parfois jaunâtres, exceptionnellementb lanches chez un *B. clavala* var. *Baronii*), à la longueur de la fente unilatérale du tube, à la forme ± largement biailée des lobes (caractère particulièrement fréquent à Madagascar où 32 % du nombre des spécimens présentent des boutons à renflement apical 5 (4)-ailés); à la position dressée (généralement) ou réfléchie (rarement) des lobes à l'anthèse, à la soudure de plus en plus prononcée des lobes de la corolle entre eux, ce qui fait paraître davantage celle-ci ligulée, mais ceci avec irrégularité non seulement d'une espèce à l'autre mais d'une fleur à l'autre sur la même plante et même sur les pétales d'une même fleur (cf. Pl. 2); à la soudure ± longue des filets au pétale opposé (beaucoup plus étendue à Madagascar qu'en Afrique continentale, au point que l'anthère souvent paraît sessile), à la longueur des anthères et du calice, aux découpures ± profondes du bord de ce dernier, à la forme unilatérale ou en cupule ± profonde et à bord ± échancré des bractées, au développement du disque, à la nervation pennée ou ± distinctement subparallélinerve des feuilles, avec les habituels intermédiaires.

Il semble que dans certaines fleurs les anthères soient cloisonnées, mais apparemment pas d'une façon constante (cf. Flore).

On rencontre cependant, chez les *Bakerella*, quelques caractères qui méritent une mention spéciale :

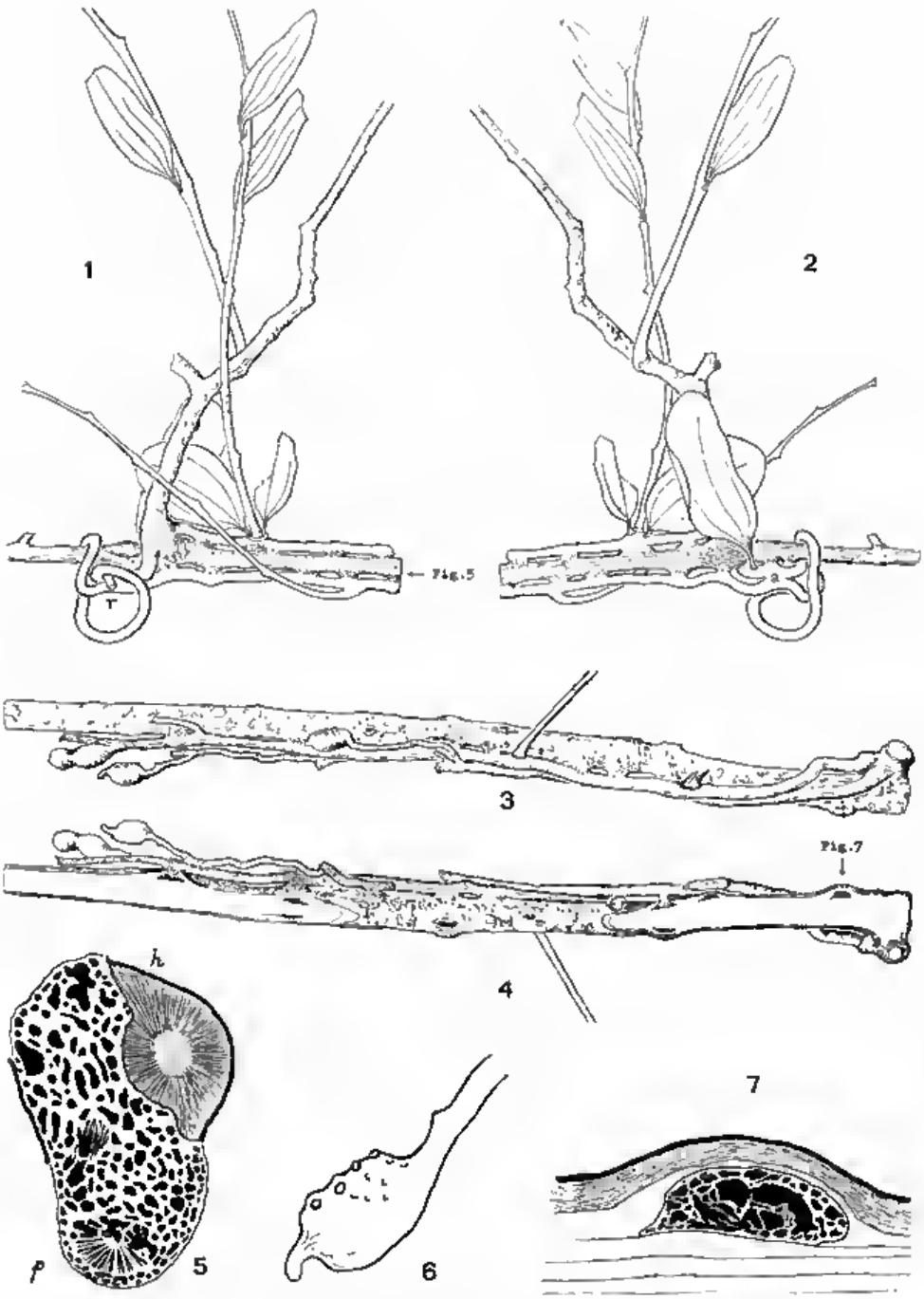
1. L'habitus lianiforme :

Relativement très rare quant au nombre des espèces, sur le Continent africain [2] il paraît général chez les *Bakerella* où tous les spécimens

1 Cf. *Agelanthus, Englerina, Phragmanthera* et *Tapinanthus*.

2. Où il n'est connu que pour les genres *Plicopelatus* (3 esp.), *Tapinostemma* (3 esp.) et certaines races seulement de *Globimetula Braunii* et de *Phragmanthera capitata*.

Source : MNHN, Paris



Pl. 3. — **1**, suçoirs de *Bakerella tricostata* × 1/3 (Poisson 245); **r**, ramification de l'hôte. — **2**, *id.* verso; **a**, anastomose entre deux parties d'un axe rampant. — **3**, suçoirs de *B. Viguieri* var. *marojejensis* × 1/3 (Perrier de la Bâthie 16 470). — **4**, *id.* verso. — **5**, coupe transversale de l'extrémité du rameau de l'hôte de *B. tricostata* au niveau d'un suçoir secondaire × 3,3; **h**, écorce éclatée et bois de l'hôte; **p**, bois, tissu amylifère et cordons scléreux (en noir) du parasite. — **6**, galle avec orifices circulaires, à l'extrémité d'un axe rampant de *B. Viguieri* var. *marojejensis* × 4/3. — **7**, détail du **4** montrant une ramification du parasite à l'intérieur du bois de l'hôte; en noir les cordons scléreux du *Bakerella* × 3,3.

Source : MNHN, Paris

observés, pourvus de suçoirs, montrent la même structure générale de l'appareil de fixation. C'est lui qui permet à *B. grisea* d'atteindre une longueur de 20 m (selon Decary in herb.) et assure, au moins dans certains cas, une propagation végétative, non seulement dans la cime de l'hôte, mais encore permet, vraisemblablement, dans les forêts denses, le passage d'un arbre au voisin. La pl. 3 montre les suçoirs principaux et secondaires de 2 espèces, apparemment représentatifs de ceux des autres, en tous cas analogues à ceux des 6 espèces ** observées en herbier.

Suçoir de Bakerella tricostata (Poisson 245; hôte indéterminé). — Du renflement basal de la branche principale (cf. fig. 1) sont nés 2 axes rampants, l'un à droite et en arrière, orienté à angle droit avec la branche maîtresse, l'autre à gauche et dans le prolongement de celle-ci vers le bas; le premier court le long de la branche-hôte, depuis son origine et y implante sur une distance d'environ 6 cm, 4 suçoirs secondaires, tous situés dans un même plan et dirigés de haut en bas; leur diamètre est d'environ 0,5 cm et leur épaisseur, entre les 2 branches, d'1-2 mm; au niveau du deuxième suçoir, l'axe porte un rameau feuillé, dressé parallèlement à la branche-maîtresse et 2 feuilles, fixées côte à côte, de part et d'autre de la base de celui-ci (celle de droite étant partiellement cassée), sur une sorte d'entre-nœuds discoïde très court (env. 1 mm); l'autre axe rampant est recourbé vers la gauche dès sa base, et a formé un suçoir secondaire avec la branche-hôte à moins d'1 cm du suçoir principal puis, contournant une ramification de la branche-hôte (cassée peu au-dessus de sa base, l'axe rampant a formé une boucle vers la droite puis une autre vers le haut (cette dernière encerclant la branche-hôte) pour retourner vers la droite, s'anastomosant d'abord avec elle-même sous son premier suçoir secondaire, puis courant parallèlement en-dessous de la branche-hôte où elle a donné naissance à 5 suçoirs secondaires, semblables à ceux du premier axe rampant et comme eux situés tous dans un même plan, mais orientés en sens inverse; le premier d'entre eux est situé exactement sous le suçoir principal (cf. fig. 2); au niveau de l'avant-dernier l'axe porte un rameau feuillé et en face du premier une feuille unique, qui semble émerger d'une déchirure de l'écorce; tandis que les suçoirs secondaires sont tous nés dans un même plan pour chacun des 2 axes rampants[1] les rameaux feuillés et la feuille sont situés dans des plans orientés environ à 45° de celui des suçoirs secondaires.

La section de la branche-hôte à son extrême droite (fig. 5) montre, au niveau du suçoir secondaire de l'axe rampant inférieur, l'importance de la pénétration du parasite dans le bois de l'hôte et la réaction de celui-ci autour du suçoir.

Suçoir de Bakerella Viguieri var. *marojejensis* (Perrier de la Bâthie 16470, sur *Oncostemon* sp.). — La branche principale du parasite a été sectionnée à sa base, immédiatement au-dessus de la naissance de 3 axes

1. *Bakerella clavata, hoyifolia, Perrieri, Poissonii, tricostata* et *Viguieri*.

Source : MNHN, Paris

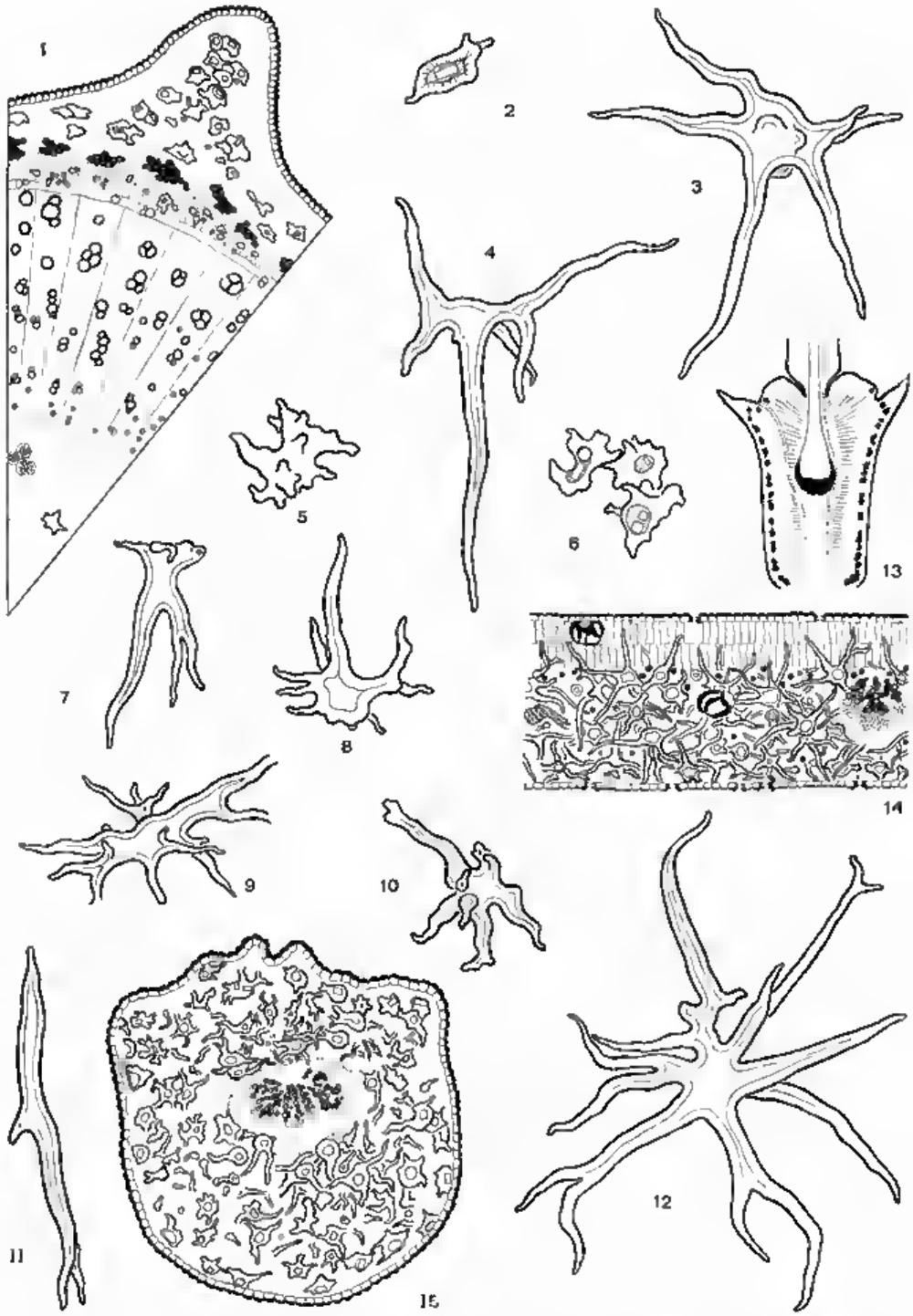
rampants dont l'un, situé à l'arrière, a aussi été coupé à sa base, les 2 autres courent ensemble, de droite à gauche, subparallèlement à la branche-hôte dans laquelle ils insèrent chacun des suçoirs secondaires semblables à ceux décrits ci-dessus pour *B. tricostata*. Vers le milieu de la fig. 3 on voit l'axe rampant supérieur qui porte *(entre 2 suçoirs)* un rameau dressé, feuillé (à son extrémité non représentée); un peu plus loin vers la gauche, l'axe rampant inférieur a donné naissance, vers le haut aussi, à une ramification semblable à lui d'aspect mais un peu plus mince, orientée parallèlement à lui et renflée à son extrémité; sous ce renflement on voit une ramification semblable d'un fragment du troisième axe, resté attaché par ses suçoirs à la branche-hôte et un peu plus loin une autre ramification, semblable encore, du premier axe; ces ramifications rampantes sont à leur tour ramifiées et renflées à leurs extrémités. Les renflements, ellipsoïdes-globuleux, de près d'1 cm de long sur un peu plus d'1/2 de large, représentent apparemment des galles car on y voit une série de petits orifices circulaires à bord régulier, tous situés dans la région qui fait face à la branche-hôte et correspondant à l'ouverture de logettes subcylindriques, et subparallèles les unes aux autres. De l'autre côté (fig. 4) la branche-hôte a été coupée subtangentiellement à chaque extrémité et montre, au niveau de certains suçoirs secondaires, les tissus du parasite apparaissant, sous forme de taches lenticulaires plan-convexes à l'intérieur du bois de l'hôte; ce tissu a la même structure que celui que montre la partie médiane de la fig. 5, les cordons sclèreux étant sectionnés transversalement; ceci montre que la croissance du suçoir s'effectue surtout dans le sens transversal; mais les bords des lentilles montrent que la progression a lieu aussi longitudinalement. La croissance transversale se manifeste, en outre, par un éclatement de l'écorce de l'hôte qui a généralement la forme d'une grande lenticelle ce que l'on peut apercevoir au milieu de la fig. 4.

Les axes rampants ne paraissent pas avoir une structure de racine et les suçoirs montrent une structure analogue à celle observée par Singh sur *Dendrophthoe falcata* (L. f.) Ettings. (25). Une étude plus détaillée de ces suçoirs est en cours, dans le cadre des espèces d'Afrique s.l. dans le but de poursuivre les intéressantes observations déjà faites par Thoday (27) et Soyer-Poskin et Schmitz (24).

2. Les sclérites :

On trouve, très fréquemment, des sclérites chez les Loranthacées, mais s'ils sont mentionnés ici c'est à cause de leur situation et de leur hypertrophie dans les limbes foliaires, ainsi que de leur abondance dans tous les organes de la plante (rameaux et axes rampants, feuilles, fleurs et fruits) et l'on s'étonne de trouver ainsi « armées » des feuilles que les collecteurs signalent déjà sur le frais comme particulièrement cassantes; cette imbrication de bras sclérifiés ne serait donc pas une compensation aux nervures « noyées » de la majorité des espèces, signalées par les mêmes collecteurs; pour le reste, on trouve aux feuilles comme aux tiges de

Source : MNHN, Paris



Pl. 4. — **1**, secteur de coupe transversale de rameau de *Bakerella gonoclada* × 25 (Baron 296); **2**, sclérite iselé de l'écorce du précédent × 100; **3**, sclérite foliaire de *B. heyifolia* × 100 (Préparation de van Tieghem); **4**, id. *B. Poissonii* var. *alata* × 100 (Grève 1); **5**, sclérite iselé de réceptacle de *B. grisea* × 100 (Decary 4 829); **6**, nodules de sclérites de pétale du même; **7**, sclérite foliaire sous-épidermique de *B. Poissonii* var. *Poissonii* × 100 (Herb. Rés. Nat. Madag. 5 186); **8**, sclérite foliaire sous-épidermique de *B. diplocrater* × 100 (Humblot 47); **9**, sclérite foliaire du même × 100; **10**, sclérite foliaire de *B. microcuspis* × 100 (Préparation de van Tieghem); **11**, id. *B. Poissonii* var. *alata* × 100 (Grève 1); **12**, id. *B. ambengeensis* × 100 (Hildebrandt 3 056); **13**, coupe longitudinale médiane de réceptacle de *B. clavata* var. *aldabrensis* × 6 (Hildebrandt 3 699); **14**, coupe transversale de limbe de *B. heyifolia* × 25 (Préparation de van Tieghem); **15**, coupe transversale de pétiole de *B. diplocrater* 25 (umblet 47).

Source : MNHN, Paris

Bakerella une structure normale de Loranthoïdées (cf. Pl. 4, **1, 14** et **15,** Adansonia (1961) Pl. 2, 3 et 9) et Bibliographie (7) et (22).

3. Les ombelles uniflores :

On rencontre, sur le Continent africain, un grand nombre d'espèces à ombelles ± multiflores et d'intermédiaires entre elles et les fleurs isolées mais jamais, sur des milliers de spécimens observés, aucun n'a présenté d'ombelles régulièrement uniflores comme celles de 2 espèces malgaches : *B. Viguieri* (caractère spécifique : Flore fig. III, 8) et *B. hoyifolia* ssp. *boïnensis* (caractère de sous-espèce : Flore fig. VI, 10).

4. Les bractées et calices caduques :

Dans aucun cas il n'a été observé, sur le Continent africain d'espèce à bractées et calices non persistants sur le fruit; ce caractère étant sans exception chez *B. Poissonii* on peut le considérer comme bien fixé; tout en étant lié à la forme la plus simple et la plus réduite de bractées, il n'empêche pas la variation de longueur des calices (cf. Flore fig. VI, 13 et 14). On trouverait aussi des bractées caduques chez une Elytranthinée de Nouvelle Zélande, *Alepis flavida* (Hook.f.) van Tiegh., espèce tout à fait différente des *Bakerella* par son ovaire pluriloculaire, ses ombelles à 10-16 fleurs à 4 pétales soudés seulement dans leur moitié inférieure.

5. Les fleurs et fruits hypertrophiés-charnus :

Aucune espèce d'Afrique continentale ne porte de fleurs comparables à celles de *B. grisea* pour ce qui est de l'épaisseur de sa corolle, qui est double de celle de *B. clavata* sa plus proche parente; le nombre des cellules est double aussi mais l'examen palynologique comparé des 2 espèces n'a pas révélé qu'il puisse s'agir d'un cas de polyploïdie (voir les boutons des 2 espèces dans la Flore, fig. 1, 11-12, et fig. IV, 5 et 7.

ÉVOLUTION DU GENRE

On peut supposer que le genre *Bakerella* aurait évolué à partir d'un ancêtre ayant eu les caractères suivants :

Plante glabre, à rameaux subcylindriques, fixée sur son hôte par 1 (ou plusieurs?) suçoirs, à feuilles minces, alternes, pétiolées et penninerves, à inflorescences ombelliformes à longs axes et pauciflores, terminant des rameaux courts feuillés, à bractée réduite, unilatérale et persistante, réceptacle lisse urcéolé, calice à bord court et peu profondément lobé, à bouton subulé et corolle mince à (? 4)-5 pétales soudés sur la plus grande partie de leur longueur en tube dépourvu d'appendices et de plis internes et saillies externes, se fendant unilatéralement à l'anthèse, à lobes sublinéaires demeurant dressés, à filets linéaires sans dent, soudés par leur base au pétale opposé, et demeurant dressés, à anthères linéaires

Source : MNHN, Paris

à thèques non cloisonnées et connectif non différencié, à style subfiliforme, à stigmate et disque un peu différenciés et à faux-fruit lisse.

A partir d'une telle plante ont pu se différencier les espèces, d'une manière comparable à celle que l'on observe chez plusieurs genres d'Afrique continentale et dans 3 directions privilégiées :

a) Par réduction de certains entrenœuds (d'où feuilles subopposées puis opposées).

b) Par extension de l'aplatissement des rameaux, au niveau des nœuds d'abord puis sur toute la longueur des entrenœuds (d'où tiges quadrangulaires).

c) Par développement irrégulier des nervures latérales (d'où passage de la nervation pinnée à la nervation subbasale).

d) Par perte des rameaux courts florifères (d'où inflorescences axillaires).

e) Par raccourcissement des axes des inflorescences (d'où capitules, fascicules, puis fleurs sessiles) et réduction du nombre de fleurs des ombelles (de 5 à 1 chez les espèces actuelles).

f) Par différenciation de plus en plus accentuée des bractées (échancrures du bord, hypertrophies dorsales, allongement en cupule de plus en plus profonde, ou au contraire dégénérescence (caducité).

g) Par différenciation de plus en plus accentuée des calices (échancrures du bord, hypertrophie ou dégénérescence comme pour les bractées).

h) Par différenciation de plus en plus accentuée des corolles (fleurs minces devenant épaisses; boutons subulés subcylindriques se renflant au sommet, à la base et au milieu, tube se fendant de plus en plus profondément unilatéralement, lobes se soudant entre eux de plus en plus haut, devenant ailés bilatéralement, se recourbant à l'anthèse).

i) Par union de plus en plus prononcée des filets avec le pétale opposé, celui-ci finissant par disparaître (ce qui n'apparaît jamais sur le Continent africain).

j) Par raccourcissement des anthères.

k) Par accroissement du disque.

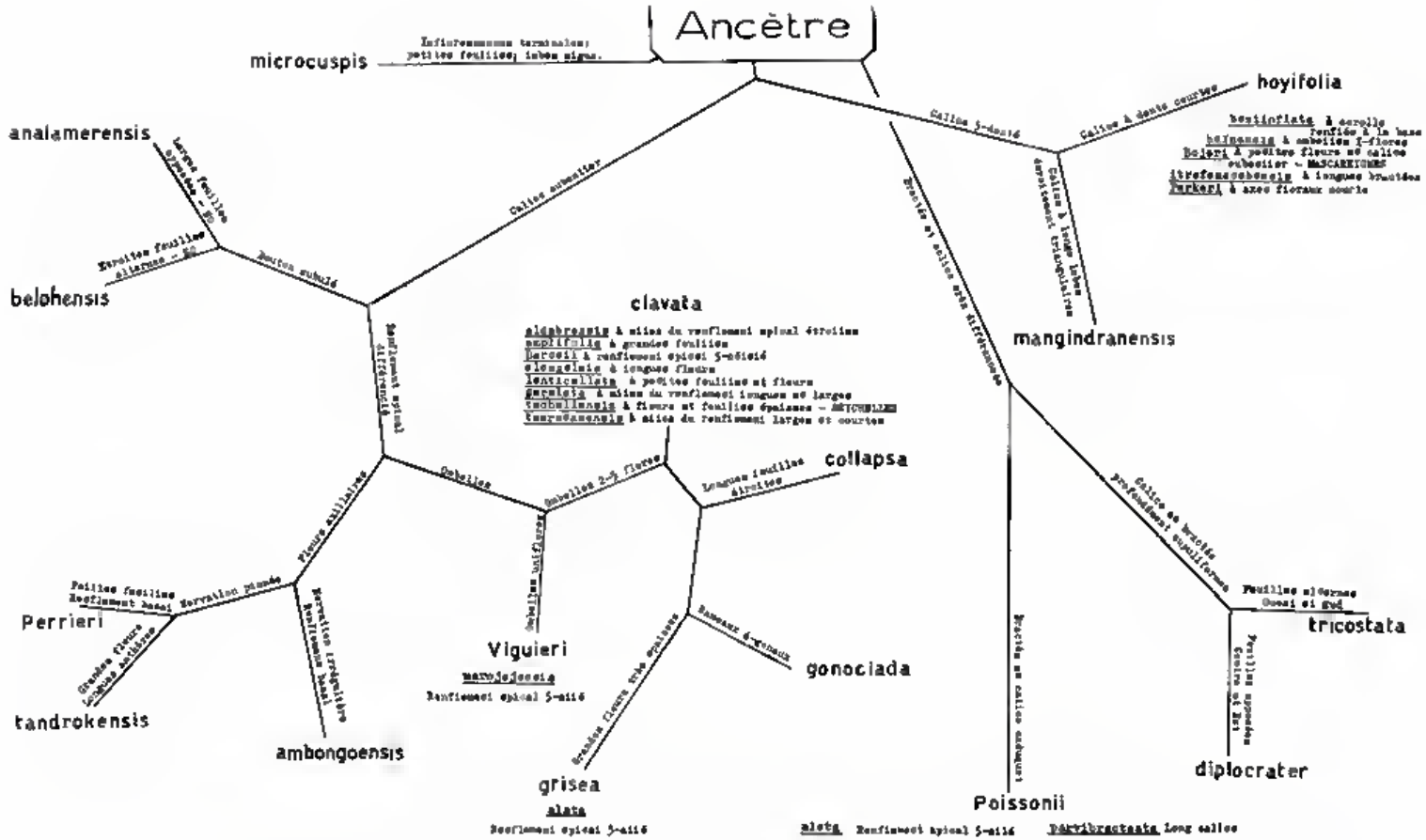
Le tableau qui suit résume cette évolution et indique les affinités interspécifiques.

AFFINITÉS AVEC LES AUTRES GENRES ET ORIGINE

Les *Bakerella* sont apparentées, d'une part, aux Loranthoïdées d'Asie et, d'autre part, à celles d'Afrique continentale; mais c'est incontestablement avec les *Taxillus* s. s. et les *Locella* d'Inde qu'elles montrent

1. Il y aurait lieu de rectifier les points suivants du Tableau V de Webbia en ce qui concerne les caractères morphologiques attribués au genre *Bakerella* :
a) Lobes de la corolle jamais révolutés; *b*) Inflorescences uniflores, caractère original, méritant 4 points; *c*) Bractées et calices caduques (*idem b*); *d*) Connectif jamais hypertrophié d'une manière appréciable. Ce qui porte le niveau évolutif du genre à 31 points.

Source : MNHN, Paris



Pl. 5. — Évolution supposée du genre à partir de l'Ancêtre présumé (en gras, les espèces; les sous-espèces et variétés en caractères soulignés).

Source : MNHN, Paris

le plus d'affinités, ne s'en différenciant essentiellement que par les caractères suivants : leur complète glabriété [1] (les 2 autres groupes portent des lépides), la présence de ± grands sclérites ramifiés dans les limbes foliaires ainsi que dans les rameaux, les réceptacles et les pétales, (absents chez les 2 autres groupes) et la forme en verre à boire de la cupule collenchymateuse des réceptacles (en billot chez les *Taxillus* s. s. et les *Locella*); une information plus complète sur les espèces asiatiques indiquera l'importance systématique qu'il faut donner à ces caractères.

Danser (8-9) reprenant le genre *Taxillus* s. s. de van Tieghem (fondé sur 2 espèces) en a considérablement accru l'acception : en 1940 il y avait inclu 54 espèces et avait étendu son aire de l'Afrique sud-occidentale au Japon et à Bornéo ; il y incorporait, notamment, les *Seplulina* van Tiegh. d'Afrique du Sud, qui en diffèrent non seulement par les mêmes caractères que les *Taxillus* s. s. et les *Locella* mais encore par le nombre des pétales et étamines (4 contre 5), caractère peut-être sans beaucoup d'importance en Indomalaisie mais généralement bien fixé chez les groupes africains.

La place des *Bakerella* parmi les Loranthoïdées africaines a été indiquée dans Webbia (Fig. 14) au sein des *Taxillus*, admis alorsau sens de *Danser* (avec cependant la nuance que Danser inclut les *Remoli* dans *Tapinanthus*, ce que la position dressée de leurs filets ne justifie pas). Si cette place doit être, dans l'ensemble des groupes, maintenue tant pour *Seplulina* que pour *Bakerella*, il ne semble plus actuellement qu'il convienne de réunir génériquement ces 3 groupes ensemble, ni avec les *Remoli* qui seraient plus proches de *Socralina* que de *Bakerella* pour les raisons que l'on verra plus loin.

Par leurs étamines à filets demeurant dressés et non différenciés, les *Bakerella* s'apparentent aux Loranthoïdées d'Indomalaisie en général et à celles d'Afrique considérées comme les plus primitives, en particulier (*Amyema*, *Dendrophthoe*, *Helixanthera*, *Plicopelalus* et *Tapinostemma*); par leurs fleurs zygomorphes à 5 pétales et tube plus long que les lobes, se fendant unilatéralement à l'anthèse, elles se rapprochent, au contraire, de genres plus évolués (*Agelanthus*, *Phragmanthera* et *Tapinanthus*) qui offrent les mêmes tendances à la variabilité en général et montrent aussi cette particularité que l'on retrouve chez *Bakerella*, de former des ailes sur le bord des pétales. Par les 2 tendances indiquées ci-dessus, *Bakerella* se rapproche de la sect. *Remoli* mais elle s'en écarte par un caractère remarquable sur lequel on reviendra à propos de *Socralina* : l'absence de poils sur le style.

Par la présence de sclérites indépendants du système conducteur dans le limbe de leurs feuilles, les *Bakerella* s'apparentent aux genres africains suivants : *Dendrophthoë*, *Helixanthera*, *Phragmanthera*, *Pli-*

1. Il y a lieu de noter que, dans la figure 14 de Webbia le schéma des *Bakerella* montre la présence de poils sur les fleurs, ce qui n'est le cas d'aucune des espèces, contrairement à ce qu'indique la description originale de *Loranthus griseus* (= *Bakerella grisea*).

Source : MNHN, Paris

copelalus et *Tapinostemma*, genres qui, comme *Bakerella*, présentent aussi, au moins dans certains cas, l'habitus lianiforme, beaucoup plus fréquent, semble-t-il, sur les autres Continents qu'en Afrique.

Quant à l'origine possible du genre, il semble qu'elle doive plutôt être recherchée chez un ancêtre commun à la fois aux *Dendrophthoë* (au sens de DANSER) à 5 pétales et aux *Scurrula* à 4 pétales, tous deux velus, ainsi qu'aux *Phyllodesmis* (genre glabre à 4 pétales qui fait le pendant, en Orient, aux *Bakerella* occidentaux, glabres et à 5 pétales), plutôt que directement chez les *Dendrophthoë*, comme le propose DANSER.

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE DES *BAKERELLA* (Pl. 6)

On a recueilli, à Madagascar et dans les Archipels voisins, près de 300 spécimens de *Bakerella* qui s'y répartissent comme suit :

MADAGASCAR 278 spécimens; 16 espèces														ARCHIPELS 14 spécimens; 2 espèces		
RÉGION DU VENT 236 spécimens 13 espèces dont 5 endémiques							RÉGION SOUS LE VENT 42 spécimens 8 espèces dont 3 endémiques							COMORES	MASCAREIGNES	SEYCHELLES
EST 79 spéc. 7 esp.			SAMBIR 2 spéc. 2 esp.	CENTRE 155 spéc. 12 esp.			OUEST 24 spéc. 7 esp.				SUD 18 spéc. 2 esp.			4 spéc. 1 esp.	9 spéc. 1 esp.	1 spéc. 1 esp.
N	M	S		N		S	N	AB	M	S	MA	AN				
13	38	28		40	98	17	8	14	1	1	9	9				
5	5	6		7	10	4	2	4	1	1	1	2				

De cette répartition on peut conclure que :

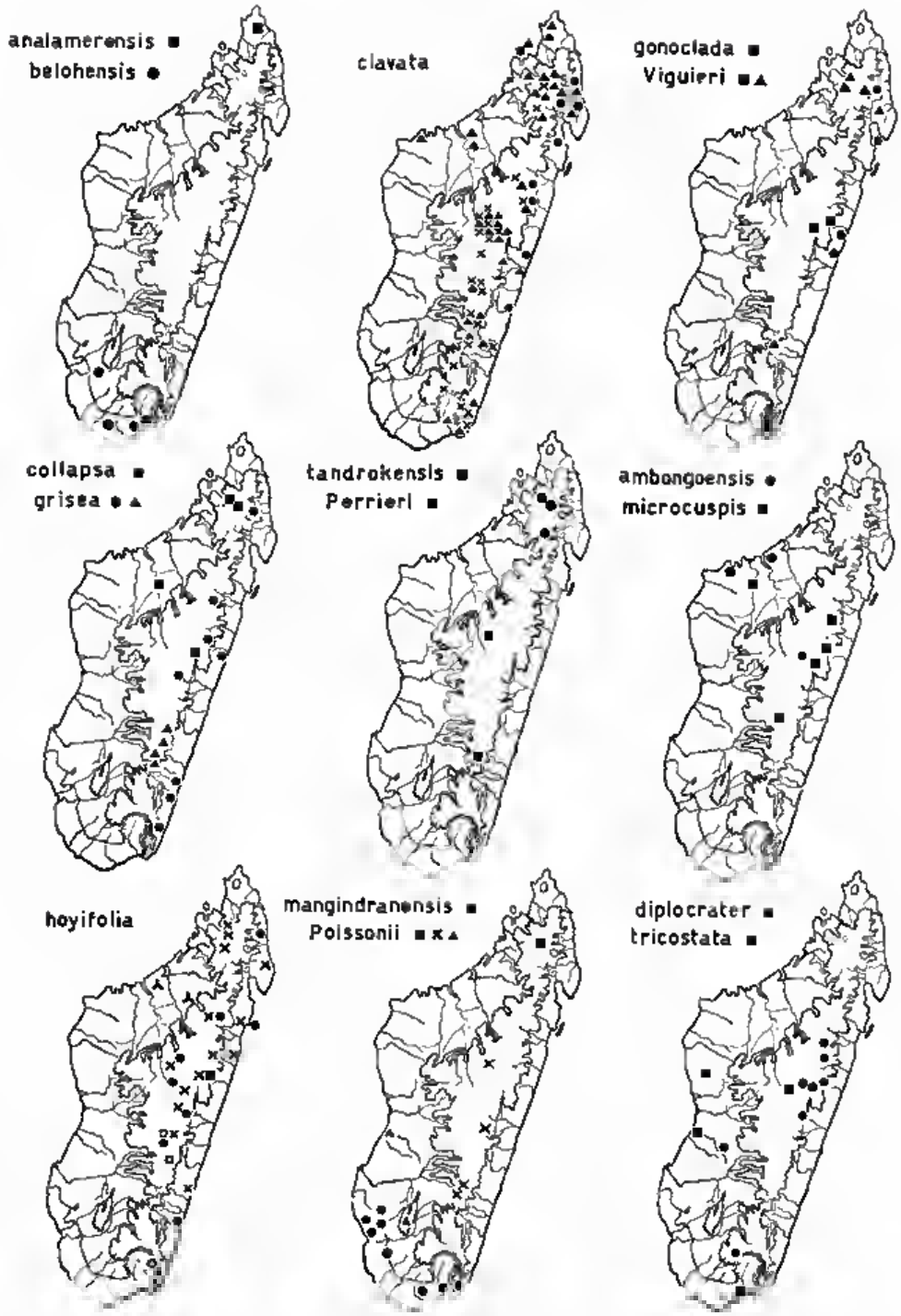
1. C'est dans la Région du Vent en général, et, en particulier, dans le Centre-moyen, le Centre-nord et l'Est moyen qu'on a récolté la plus grande quantité d'échantillons.

2. C'est dans la Région sous le Vent en général, mais, en particulier, dans le Sambirano, le Sud-ouest et l'Ouest-moyen, dans le Nord-est, l'Ambongo, le Nord-ouest, le Centre-sud et l'Androy qu'on a recueilli la plus grande diversité d'espèces relativement au nombre de spécimens; mais il faut noter que ce nombre est si réduit pour les secteurs suivants qu'il pourrait induire en erreur (1 pour l'Ouest moyen et le Sud-ouest, et 2 pour le Sambirano).

3. 12 espèces sur 16 sont localisées dans une des Régions, 9 dans un des Domaines et 8 dans un des Secteurs.

5 espèces ne se rencontrent que dans le Centre de l'Ile, 3 dans le

Source : MNHN, Paris



Pl. 6. — Distribution des 16 espèces de *Bakerella* à Madagascar : ● et ■ variétés typiques, ▲ : variétés à renflement apical 5-ailé; ×] : autres variétés.

Source : MNHN, Paris

Nord et 1 dans le S; 1 espèce est endémique dans le Nord-ouest (Analamera) et une autre dans les Hautes Montagnes du Nord (Mangindrano).

4. Tandis que dans le Sud-est il y a 4 fois plus de *Bakerella* que de *Viscum* pour un même nombre de spécimens rapportés, dans le Centre-sud il y en a la même quantité et dans le Mahafaly il y a 3 fois plus de *Viscum* que de *Bakerella*.

5. C'est dans le Centre et dans l'Est que l'on a rencontré le plus grand nombre de subdivisions d'espèces représentées.

6. Les endémiques se rencontrent, en général, surtout dans le Centre et l'Ouest et, en particulier, dans le Centre-moyen et dans le Centre-nord.

7. Dans les Archipels n'ont émigré que 2 espèces, celles dont l'aire est la plus étendue à Madagascar et dont on a récolté le plus grand nombre de spécimens (115 pour *B. clavata* et 60 pour *B. hoyifolia*).

HÔTES

On connaît l'idendité générique des hôtes de 8 des 16 espèces de *Bakerella ;* ils se répartissent entre 18 familles de Dicotylédones s'échelonnant des plus primitives aux plus évoluées. Ils sont présentés ci-dessous, selon la classification d'Hutchinson. (19).

Samydaceae :
Genre indéterminé : *B. clavata* var. *amplifolia* (Perr. de la Bâth. 10701).
Tamaricaceae :
Tamarix sp. : *B. clavata* var. *aldabrensis* (Dupont 107).
Chlaenaceae :
Leptolaena pauciflora Bak. : *B. hoyifolia* var. *Parkeri* (Perr. de la Bâth. 10692).
Myrtaceae :
Eugenia sakalavarum Perr. : *B. hoyifolia* ssp. *boinensis* (Perr. de la Bâth. 10648). — *Eugenia* sp. : *B. hoyifolia* ssp. *Bojeri* (Anonyme, Ile Maurice). — *Jambosa* sp. : *B. hoyifolia* ssp. *Bojeri* (Anonyme, Ile Maurice). — Genre indéterminé : *B. hoyifolia* var. *hoyifolia* (Perr. de la Bâth. 10637.
Guttifereae :
Calophyllum sp. : *B. hoyifolia* var. *hoyifolia* (Boivin s. n°). — *Psorospermum* sp. : *B. clavata* var. *Baronii* (Perr. de la Bâth. 10698 et 10710).
Hypericaceae :
Haronga sp. : *B. clavata* var. *Isaratanensis* (Homolle 438). — *Symphonia* sp. : *B. hoyifolia* var. *hoyifolia* (Perr. de la Bâth. 10636).
Malvaceae?
Hibiscus tiliaceus L. sub « Varo » : *B. Poissonii* var. *Poissonii* (Poisson 230).
Euphorbiaceae :
Euphorbia laro Drake : *B. belohensis* (Perr. de la Bâth. 12737). — *Givotia madagascariensis* Baill. ? sub « Varo » : *B. Poissonii* var. *Poissonii* (Poisson 230).
Cunoniaceae :
Weinmannia sp. : *B. clavata* var. *amplifolia* (Perr. de la Bâth. 10701), *B. Perrieri* (Perr. de la Bâth. 16338), *B. tricostata* (Perr. de la Bâth. 12501).
Moraceae :
Ficus sp. : *B. clavata* var. *Baronii* (Seyrig 848), *B. Poissonii* ssp. *Poissonii* (Poisson 245).

Source : MNHN, Paris

RUTACEAE :

Citrus aurantium Risso : *B. clavata* var. *aldabrensis* (Perr. de la Bâth. 10657). — *C. medica* Risso : *B. gonoclada* (Guillot 59).

DIDIERACEAE :

Alluaudia procera Drake : *B. belohensis* (Decary 8345).

ANACARDIACEAE :

Mangifera indica L. : *B. clavata* var. *clavata* (Rés. Nat. 3358). — *Protorhus* sp. : *B. tricostata* (Seyrig 33). — *Rhus Grandidieri* Engl. : *B. tricostata* (Humbert 14319) (Seyrig 33) (Tan. 5001 et 6006). — *Sorindeia madagascariensis* Thou. ex DC. sub « Tsirindra » : B. clavata var. clavata (PdlB 10707).

ARALIACEAE :

Genre indéterminé : *B. clavata* var. *aldabrensis* (Humbert 31/u, 1960).

EBENACEAE :

Diospyros sp. : *B. hoyifolia* ssp. *Bojeri* (Vaughan s. n°, Ile Maurice).

ERICACEAE :

Philippia sp. : *B. hoyifolia* var. *Parkeri* (Perr. de la Bâth. 16133), *B. Perrieri* (Perr. de la Bâth. 16339), *B. Poissonii* ssp. *parvibracteata* (Perr. de la Bâth. 16939).

MYRSINACEAE :

Maesa sp. : *B. clavata* var. *Baronii* (Tan. 2387). — *Oncostemon* sp. : *B. Viguieri* var. *marojejensis* (Perr. 16470).

RUBIACEAE :

*Cephalanthus spathellifer*us Bak. : *B. collapsa* (Perr. de la Bâth. 852), *B. tricostata* Perr. de la Bâth. 12504) (Seyrig 42). — *Coffea* sp. : *B. clavata* var. *clavata* (Humbert 21983). — *Gaertnera* sp. : *B. hoyifolia* var. *hoyifolia* (Boivin s. n°).

COMPOSITAE :

Vernonia sp. : *B. clavata* var. *Baronii* (Perr. de la Bâth. 10690), *B. clavata* var. *peralata* (Cours 602) sub « Ambiaty ».

B. — **SOCRATINA** S. Balle, gen. nov.

Suffrutex tomentosus, pilis stellatis ramosis, floribus 5-gamopetalis, filamentis convolutis, stylis pilosis, omnibus generis vicinis lobis intus pilosis distinctissimus.

Ce genre, ainsi que les 2 espèces qu'il comprend, est décrit en détail et figuré dans la Flore de Madagascar. Ne seront indiqués ici que les caractères qui, par leur combinaison originale, le distinguent des autres genres occidentaux de Loranthoïdées Hyphéatinées (8-9).

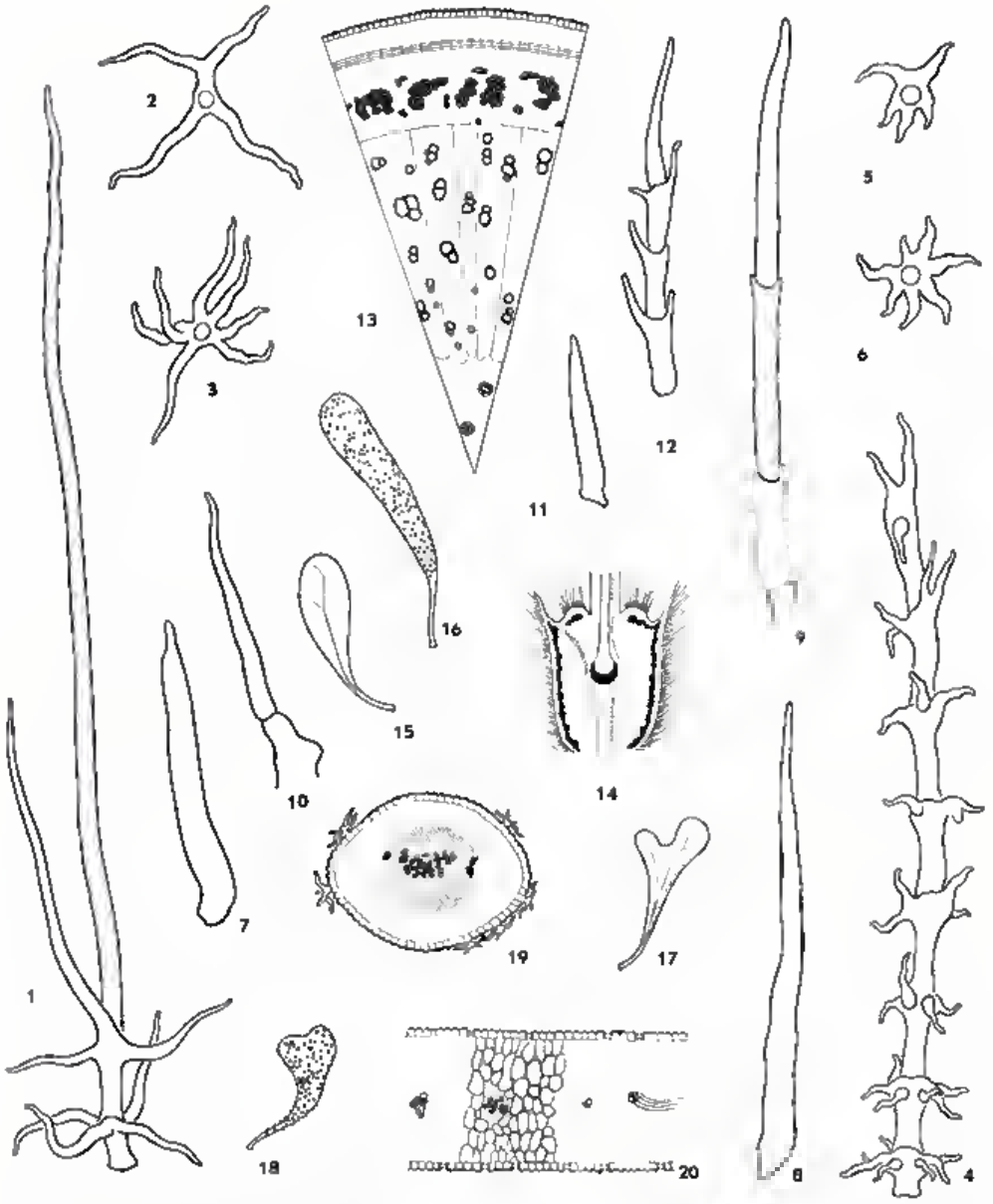
CARACTÈRES ESSENTIELS ET AFFINITÉS AVEC LES AUTRES GENRES

CARACTÈRE UNIQUE :

Présence de poils raides, apprimés, simples, à la face interne des lobes de la corolle : (cf. pl. 7, **7** à **9**); Flore de Madagascar, fig. VII, **10** et Not. Syst. I, fig. I (1923).

Parmi toutes les Loranthoïdées d'Afrique s. l., les *Socratina* sont les seules à présenter des poils à cet endroit et aussi à présenter ce type de poils; c'est principalement à ce titre qu'elles méritent d'en être génériquement séparées, les caractères uniques étant tout à fait exceptionnels dans cette sous-famille sur ce Continent.

Source : MNHN, Paris



Pl. 7. — Poils externes de la corolle : **1-3**, *Socratina Keraudreniana*; **4-6**, *S. bemarivensis*. — Pois internes de lobes : **7**, *S. Keraudreniana*; **8-9**, *S. bemarivensis* (tous × 100). — **13**, secteur de coupe transversale de rameau de *S. bemarivensis* × 25. — **14**, coupe longitudinale médiane de réceptacle florifère de *S. Keraudreniana*, env. × 16. — Feuilles de *S. Keraudreniana* × 1 (Leandri 4 034) : **15**, normale; **16**, portant des écidies mais non déformée; **17**, déformée mais dépourvue d'écidies; **18**, déformée et portant des écidies. — **19**, coupe transversale de pétiole de *S. Keraudreniana* × 25. — **20**, fragment de coupe tranversale de limbe de *S. Keraudreniana* × 25. (Tous d'après les types sauf 15 à 18).

Source : MNHN, Paris

Danser signale (11) la présence, parfois, de poils étoilés à l'intérieur des lobes des pétales de *Taxillus chinensis* (DC) Dans.; je n'ai pu les observer sur les quelques spécimens de cette espèce qu'il m'a été donné d'examiner. Mais, de toutes manières, *T. chinensis* est une espèce très différente des *Socratina*, avec ses fleurs en ombelles, à 4 pétales, avec des anthères cloisonnées et des jeunes fruits verruqueux, habitant du sud de la Chine aux Philippines et à Bornéo et les poils sont de types différents puisque simples dans un cas et étoilés dans l'autre. Quant à *Amyema barbellata* (Blak.) Dans., c'est une espèce d'Australie, connue par son type seulement; elle porterait une touffe de poils à l'intérieur des pétales mais serait, par ailleurs, glabre et ne ressemble en rien aux *Socratina*.

Caractère exceptionnel :

Présence de poils pluricellulaires à ramifications alternes sur la partie moyenne du style : cf. pl. 7, **10** à **12**; Flore de Madagascar, fig. VII, 14 et Not. Syst. I, fig. I-1923).

On ne rencontre ce caractère que chez une seule espèce de Loranthoïdées sur le Continent africain (*Loranthus remotus* Bak. et Sprague) qui, à ce titre, mérite d'être séparée de toutes les autres, ce qu'avait déjà fait Sprague en créant pour elle la section *Remoti* (26) et qui présente des caractères morphologiques et anatomiques l'apparentant, à la fois, à *Bakerella* d'une part, et à *Socratina* d'autre part; elle habite de l'autre côté du canal de Mozambique.

La présence de poils sur le style a été figurée pour *Elytranthe capitellata* (Wight et Arn.) Engl. (30), Loranthoïdée d'Inde, appartenant à une autre sous-tribu que celles d'Afrique et très différente d'elles à de nombreux égards (ovaire pluriloculaire, inflorescences en racème à rachis alvéolé, bractée accompagnée de 2 bractéoles, corolle à 6 pétales et style articulé en 2 parties; de plus c'est dans la partie supérieure qu'y sont localisés les poils.

Caractères génériques banaux :

1. Fleurs à 5 pétales soudés en tube, au moins aussi long que les lobes et dépourvu de plis ou appendices internes et de gibbosités externes; étamines à filet s'enroulant à l'anthèse et anthères non cloisonnées, sont des caractères que l'on retrouve rassemblés chez la plupart des genres d'Afrique continentale.

2. Tendance à la zygomorphie de la corolle par fente unilatérale; est fréquente aussi sur le Continent africain; mais elle se manifeste chez *Socratina* d'une manière un peu particulière; la fleur s'y ouvrirait en 3 étapes : d'abord apparaît une fente unilatérale qui transforme la partie supérieure du bouton en une sorte de barquette; ensuite s'ouvrent les 4 autres fentes séparant les lobes sauf à leur extrémité (cf. pl. 8); enfin les lobes séparent leurs sommets. Pour autant qu'on connaisse les

Source : MNHN, Paris

fleurs totalement épanouies de *S. Keraudreniana*, on peut y voir un degré de zygomorphie un peu moins accusé que chez *S. bemarivensis* puisque dans les fleurs de cette dernière espèce la fente unilatérale se prolonge dans le tube, ce que ne semble pas être le cas de *S. Keraudreniana*.

3. La tendance à la différenciation des filets (réalisée sur le Continent chez le plus grand nombre de genres) se manifeste ici de 3 manières chez *S. Keraudreniana* et de 2 chez *S. bemarivensis* : enroulement à l'anthèse, différenciation ± marquée de la dent apicale, qui peut, parfois, être émarginée comme chez *Tieghemia* genre localisé, avec 2 espèces différentes aussi à ce point de vue, en Afrique orientale, du Kenya au Natal : cf. (I, b) et présence de poils staminaux [1].

4. La présence, de poils à ramifications verticillées en étages, qui a été constatée chez les genres continentaux suivants (au moins sur les organes végétatifs jeunes : *Botryoloranthus*, *Dendrophthœ*, *Erianthemum*, *Oncella*, *Phragmanthera* et *Septulina*) cf. pl. 7, fig. **1** à **6**. On trouve aussi de tels poils chez plusieurs genres indomalaisiens de Loranthoïdées, notamment chez les *Dendrophthoe*, les *Scurrula* et les *Taxillus* s. s.

5. L'absence de sclérites indépendants des nervures dans les limbes foliaires; c'est le cas de la majorité des genres continentaux.

6. La structure du pollen, qui est, dans ses grandes lignes, semblable à celle que l'on observe chez toutes les Loranthoïdées du continent (cf. pl. 9); les détails différenciels seront précisés dans un travail approfondi en cours.

NIVEAU ÉVOLUTIF ET DIFFÉRENCIATION

Les *Socratina* se rattachent aux types primitifs de Loranthoïdées Hyphéatinées par leurs rameaux subcylindriques, leurs feuilles parfois alternes, leurs inflorescences souvent terminales, leurs bractées unilatérales, leurs calices non différenciés, leurs corolles à lobes demeurant dressés à l'anthèse, leurs anthères entières relativement longues; mais par la majorité de leurs caractères elles atteignent un niveau évolutif relativement élevé, comparativement aux autres genres africains; celui-ci se situerait à .. points dans le tableau 5 de Webbia, l'attribution de 4 points s'imposant pour les caractères exceptionnels (style et lobes velus).

C'est sous 2 aspects, représentatifs de 2 des formes les plus typiques de fleurs qu'on rencontre sur le Continent africain, qu'on trouve *Socratina* à Madagascar; celui à fleurs pourvues d'un tube relativement court, avec des filets soudés au lobe opposé bien au-delà de la base de celui-ci

1. Les filets enroulés se rencontrent chez 14 genres continentaux et 7 d'entre eux présentent, au moins chez certaines de leurs espèces, une dent apicale aux filets.

Source : MNHN, Paris

Pl. 8. — *Socratina Keraudreniana* sur le plateau calcaire aux environs de Tuléar. (Photo M. Keraudren.)

et où, généralement[1] le tube ne se fend pas à l'anthèse, et celui à fleurs présentant un long tube, qui se fend toujours unilatéralement à l'anthèse et des filets devenant libres, à peu près à la base des lobes; *S. Keraudreniana* appartient au premier groupe et *S. bemarivensis* au second.

Enfin ces deux espèces sont localisées dans des aires bien distinctes, éloignées l'une de l'autre et chacune relativement très restreinte (la première dans le Sud, la seconde dans l'Ouest de l'île : cf. pl. 1) et l'aspect de leurs feuilles et de leurs fleurs (limbes oblancéolés-obovales de 3-8 mm de large chez *S. Keraudreniana*, suborbiculaires ou largement ovales et de 0,6-4,8 cm de large chez *S. bemarivensis*; corolles minces et délicates de la première, épaisses et couvertes d'un tomentum long et dense chez la seconde) permet de les reconnaître au premier coup d'œil.

1. Avec cependant quelques exceptions (*Globimetula*, *Odontella* et *Spragueanella* en Afrique.

Source : MNHN, Paris

ESPÈCES

1. **Socratina Keraudreniana** S. Balle, nov. spec., *Spec. typus.*

Corolla gracilis, tubo quam lobis subaequilongo, baud unilateraliter fisso (?), apice in alabastro ellipsoïdea brieve apiculata, filamenta supra basim loborum inserta, ad apicem dente breve producta, antbera linearis, calycis breve, 5-dentatis, braetea ovata ealici aequans vel paulo longiores; folia parva, oblanceolata vel obovata, alterna vel opposita, 1 (3) nervis.

Typus : Humbert 19902 (holotype P); Gorges du Fiherenana, entre Beanty et Anjamala, forêt tropophile et bush xérophile sur racailles caleaires, entre 30-300 m d'alt.; 1 1947.

Décrite (p. 53) et figurée (rameau florifère, extrémité de bouton, bractée, réceptacle et calice, étamine : fig. V11, 11-15) dans la Flore de Madagasear, elle a été photographiée in situ par un des collecteurs (pl. 8).

Pollen : Grains isopolaires, bréviaxes (P = 22μ, E = 40μ), tricolpés (syncolpés), à lobes angulaperturés avec bords des sillons très nets; exine presque lisse, tectée, plus épaisse suivant 2 bandes situées vers les pôles dans chaque mésoeolpium; cette augmentation d'épaisseur est due à l'augmentation des dimensions des columelles; le mésoeolpium a un aspect granuleux dû aux courtes columelles infrategillaires[1] (pl. 9).

Distribution : Sud-sud-ouest de Madagascar : Gorges aux environs de Tuléar (Keraudren 1368) et environs du lac Tsimanampatsatsa (Leandri 4034).

L'un des spécimens récoltés (Leandri 4034) était attaqué par un champignon parasite *Aecidium Cookeanum* de Toni (syn. *A. Loranthi* Cooke) qui provoque non seulement une efflorescence de cupules blanches sur les feuilles, mais aussi une déformation de la majorité des limbes qui se raeeourcissent et deviennent bilobés ainsi que l'apparition de tumeurs brunâtres à la base des rameaux (pl. 7, fig. **15** à **18**). M. Cl. Moreau myeologue au laboratoire de Cryptogamie du Museum a déterminé ee champignon et précisé qu'on a trouvé Urédinale sur diverses autres Loranthacées d'Afrique : *Agelanthus Zeyheri* (Harv.) S. Balle, *Erianthemum Dregei* (Eckl. et Zeyh.) van Tiegh, *Viscum triflorum* DC et un *Loranthus* indéterminé de Côte d'Ivoire.

2. **Socratina bemarivensis** (H. Lec.) S. Balle, comb. nov.

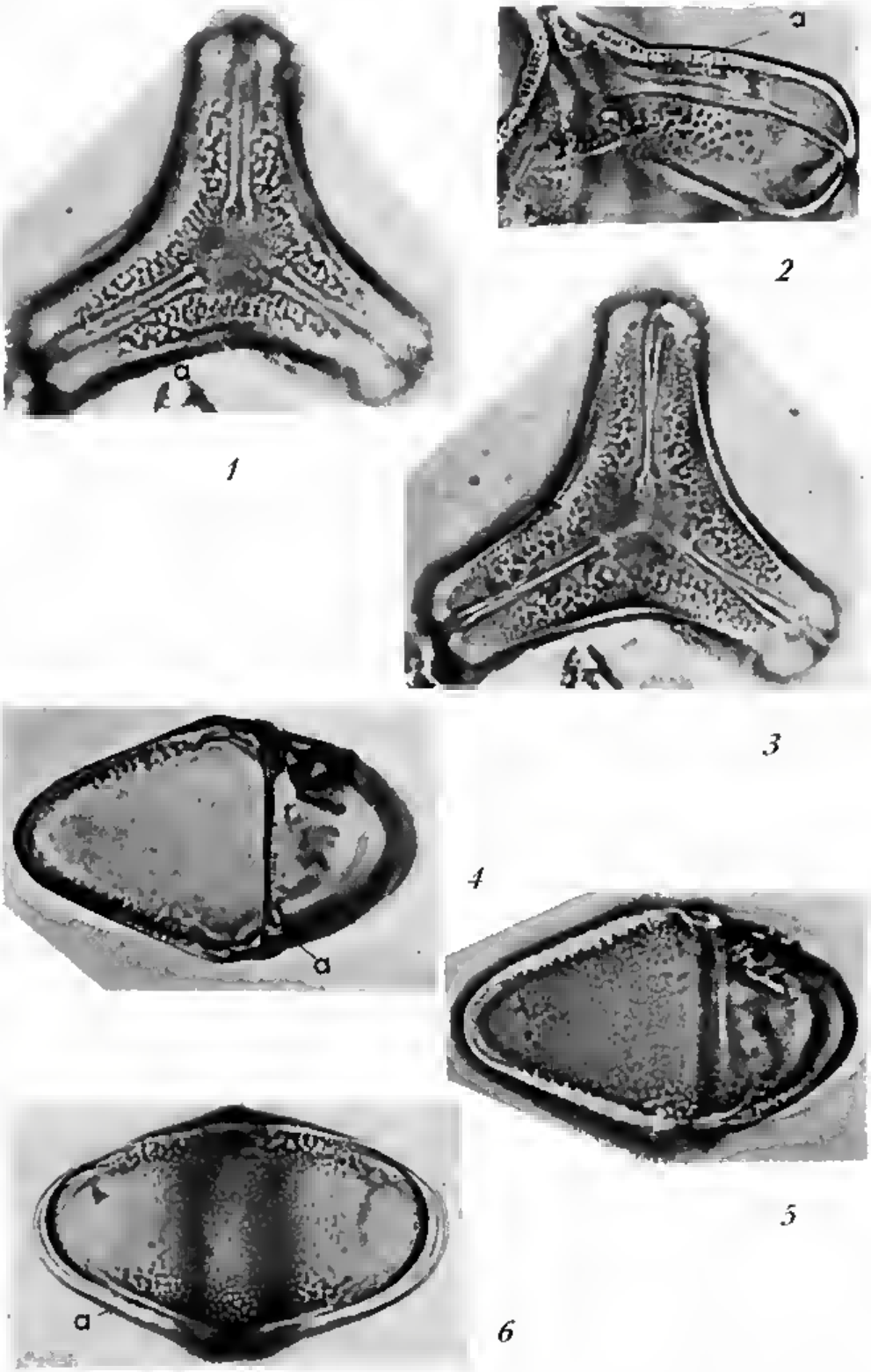
Syn. : *Loranthus bemarivensis* H. Lec., Not. Syst. **1** : 37, fig. **1** (1923). — *Tapinanthus bemarivensis* Danser, Verh. kon. Ak. Wet. Amsterd. afd. Natk. 2 ser. XXIX, 6 : 67 et 108 (1933).

Type : Perrier de La Bâthie 10646 (holotype P); Boïna, 17° lat., bois au nord du Bemarivo, sur *Eugenia*, *Dalbergia* et *Vernonia*.

Un deuxième spécimen a été rapporté, par le même collecteur, de

1. Les photos ont été réalisées au laboratoire de Palynologie du Muséum, sous la direction de Mme Van Campo.

Source : MNHN, Paris



Pl. 9. — Pollen de *Socratina Keraudreniana* S. Balle X 1 000 (Humbert 19902) : **1**, vue polaire; **2**, coupe de l'exine dans l'épaississement; **3**, vue polaire mise au point sur le sillon; **4**, vue méridienne, coupe dans les deux épaississements subpolaires; **5**, exine; **6**, vue méridienne régulière. — **a** = épaississement de l'exine.

Source : MNHN, Paris

la même région : bord de l'Anavila, affluent du Bemarivo, sur *Acacia* en VII-1905 (Perrier 10652). Ce collecteur à laissé, dans l'herbier du Muséum, au sujet de la fécondation des fleurs, une note manuscrite qui est résumée ci-dessous :

« La plante fleurit toute l'année mais fructifie à une époque bien déterminée [1], probablement en relation avec l'insecte fécondateur; elle attaque les grands arbres à bois dur (*Eugenia, Dalbergia* et *Vernonia*) ainsi que les *Acacia*; la fleur, à maturité s'ouvre brusquement par une fente longitudinale séparant 2 des pétales sur une longueur d'environ 25 mm à partir du sommet; la corolle apparaît alors comme un tube prolongé par une ligule recourbée en nacelle oblongue, les sommets des 5 pétales demeurant cohérents; en même temps les filets se recourbent brusquement, expulsant vers le bas, le pollen des anthères introrses tôt déhiscentes, sur les poils du style, grâce à la base épaissie du connectif (cf. dent apicale des filets); ceux-ci, en se recourbant, accrochent et courbent le style, obliquement ou horizontalement, au niveau du sommet de sa région pilifère, ce qui éloigne le stigmate de la région où s'est accumulé le pollen, mécanisme favorable à la fécondation croisée. Les insectes, nécessairement plus petits que des abeilles, attirés par l'abondance du nectar sucré sécrété au fond du tube, touchent vraisemblablement le stigmate en cherchant l'entrée du tube de la fleur; mais ils ne peuvent y pénétrer que, lorsqu'à la fin de l'anthèse, les filets continuant à se recourber, font remonter plus haut les anthères, vidées de leur contenu; en y pénétrant, ils touchent les poils du style, chargés de pollen qu'ils pourront transporter ensuite sur un autre stigmate.

VISCOIDÉES

Leurs caractères distinctifs des Loranthoïdées ont été indiqués dans la Flore de Madagascar; sans préjuger de l'étude détaillée, en cours, des pollens des espèces africaines, on peut déjà se rendre compte combien est différente la structure de ceux des Loranthoïdées et des Viscoïdées, au moins en Afrique; c'est ce qu'illustre la pl. 9; ceci s'accorde avec l'opinion des embryologistes indoux qui ont indiqué les autres raisons de séparer les 2 sous-familles (20).

Tandis que le genre *Viscum* est bien représenté à Madagascar (285 spécimens pour 29 espèces) et que *Korthalsella* y est rare (33 spécimens pour 3 espèces), c'est le contraire dans les Archipels voisins (33 spécimens de *Korthalsella* contre 13 de *Viscum* pour 1 espèce du premier genre et 3 du second). Toutefois il faut signaler qu'une espèce orientale de *Viscum* (*V. articulatum*) a été trouvée (une fois seulement) dans l'île Maurice. D'autre part, si *Korthalsella* est, numériquement, relativement abondant dans les archipels, il s'y est moins diversifié que dans la Grande Ile, où il a donné naissance à 2 espèces endémiques, dans les Hautes Montagnes. (cf. pl. 1).

1. Que le collecteur ne précise pas; son spécimen est dépourvu de fruits.

Source : MNHN, Paris

C. - **VISCUM** L. ex Tourn.

Les espèces de ce genre que l'on rencontre à Madagascar ont été présentées dans un travail préliminaire (4) que l'auteur avait craint de ne pouvoir poursuivre; une étude détaillée du genre *Viscum* pour l'Afrique s. l. est actuellement en cours, tant au point de vue palynologique qu'anatomique; il ne sera donné ici que l'indication des changements qui ont été apportés à la délimitation des espèces depuis 1960, consécutivement à l'examen de quelques nouvelles récoltes et de certains duplicatas de l'Herbier du Museum non observés précédemment.

Espèce nouvelle pour l'Afrique s. l. : **V. articulatum** Burm. f. s. l.

L'échantillon (Anonyme in Herb. P.) que van Tieghem avait étiqueté « *Aspidixia mauritiana* (nomen) est composé de quelques fragments de rameaux aplatis, de 2 à 3 dcm de long, à entrenœuds de 0,3-3,7 cm de long sur 1-4 de large et à peine 1 d'épaisseur, légèrement élargis de bas en haut, à faces présentant 1 côte médiane peu saillante, accompagnée parfois de 2 autres moins accusées. Les cataphylles, comme les préfeuilles, sont peu distinctes et seulement près des extrémités des rameaux, ne dépassant pas 1/3 mm de long. Les inflorescences axillaires sont constituées de cymules uni-ou pluriflores, composées d'une ou de plusieurs cupules bibractéales superposées-décussées, sessiles, d'environ 1 mm de long et à lobes arrondis; lorsqu'elles ne contiennent qu'une fleur, celle-ci peut être mâle ou femelle; lorsque plusieurs cupules sont superposées, la dernière est uniflore et les sous-jacentes bi- (uni-) flores; les fleurs de ces cupules peuvent être ou non contenues dans une cupule latérale.

Fleurs sessiles, les mâles à 4 tépales, de 3/4-1 mm de long; anthères suborbiculaires à une douzaine (?) de logettes peu distinctes; fleurs femelles inconnues à l'anthèse, à réceptacle subcylindrique-urcéolé d'environ 3/4 mm de long et disque bombé (tépales, style et stigmates tombés). Faux-fruits subsphériques d'environ 3 mm de diamètre, lisses, d'un brun-clair à sec, sessiles, à albumen suborbiculaire d'environ 3 mm de diamètre sur environ 1/2 d'épaisseur.

Espèces mieux connues:

Les fleurs mâles de trois espèces connues seulement jusqu'ici par le sexe femelle ont été découvertes : ce sont **V. Coursii** S. Balle, et **V. myriophlebium** Bak. d'une part, et ceci permet de les situer avec certitude dans le groupe des Uniflores (Lejeunia, tableau IV). Chez **V. vohimavoense** S. Balle (cf. *Flore de Madagascar*, p. 90, fig. XI, 12-13) d'autre part, tout en ayant le même aspect général, les rameaux des plantes femelles sont subcylindriques ou 4-gonaux sur la plus grande partie de leur longueur et portent des cymules uniflores et ceux des plantes mâles sont

Source : MNHN, Paris

presque entièrement aplatis avec des cymules 3-flores, ce qui situe cette espèce dans le groupe des Uni-Pluriflores.

Extension de limites spécifiques :

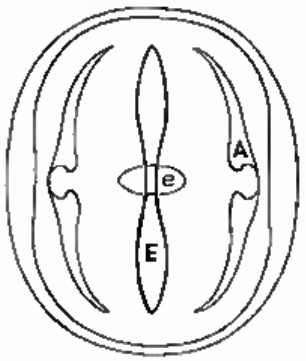
Les sens de 3 espèces a été un peu élargi, du fait de l'introduction d'espèces voisines comme synonymes de variétés :

V. cuneifolium Bak., l'espèce la plus répandue de l'Ile, montre une amplitude de variations qui permet d'y inclure, comme variétés : *V. cryptophlebium* Bak., *V. demissum* H. Lec., et *V. lophiocladum* Bak. var. *subcylindricum* S. Balle.

Pollen de la var. *lanceolatum*. Grains isopolaires, longiaxes (P = 38 μ, E = 32μ), tricolporés; ectoapertures rétrécies à l'équateur; endoapertures allongées suivant l'équateur. Exime très épaisse à l'équateur (environ 2,5μ); ectexine mince et scabre.

V. lophiocladum Bak., espèce qui diffère de la précédente par ses rameaux aplatis, englobe maintenant, à titre de variété, *V. papillosum* H. Lec.

V. myriophlebium Bak., comme *V. cuneifolium*, montre une intense variabilité dans la forme et les dimensions de ses feuilles, non seulement sur l'étendue de son aire, mais parfois sur un même individu (cf. Humbert); c'est ce qui a conduit à y inclure *V. flabellifolium* et *tetraplerum*.



Croquis montrant à la fois la forme des apertures et la coupe de l'exine.
A = aperture vue des 3/4
E = ectoaperture
e = endoaperture.

Cas de **V. triflorum** DC :

Comme il a été montré dans un travail en cours de publication (6), cette espèce a une distribution remarquable, relativement à celles des autres Loranthacées d'Afrique : on la trouve sur toute la partie orientale du Continent, à San Tomé (?) et dans les Archipels avoisinant Madagascar, mais il ne semble pas qu'elle existe dans la Grande Ile, où elle aurait été remplacée par d'autres très voisines; elle est caractérisée par des inflorescences essentiellement 3-flores et unisexuées mêlées, mais à celles-ci s'ajoutent, deci-delà quelque autre type (inflorescences à ± grand nombre de fleurs, cymules contenant des fleurs des 2 sexes diversement disposées); on trouve, en Afrique et à Madagascar, des plantes dont l'aspect ressemble à celui de *V. triflorum* et où c'est un autre type d'inflorescences qui est devenu prédominant ou exclusif. A Madagascar on peut considérer *V. cuneifolium* comme un *V. triflorum* dioïque, *V. radula* comme un *V. triflorum* ou les fruits demeurent verruqueux et où parfois les rameaux s'aplatissent davantage et *V. Isiafajavonense* comme un collatéral de *V. triflorum* où les cymules 3 flores mésandres sont les plus nombreuses.

Source : MNHN, Paris

D. — **KORTHALSELLA** van Tiegh.

Ce genre, étudié en détail par Danser il y a une vingtaine d'année (10) a été décrit et figuré dans la Flore de Madagascar (p. 108, fig. XIV, 16-19); ne sera indiquée ici que sa distribution dans les Archipels voisins, où l'on a trouvé une variété de plus de *K. opuntia* qu'à Madagascar.

1. **K. opuntia** (Thunb.) Merr. var. **Bojeri** (van Tiegh.) Dans. (10).
Syn. : *Bifaria Bojeri* van Tiegh., Bull. Soc. Bot. Fr. **43** : 17 (1895).
Type : Bojer sans numéro (holotype de *B. Bojeri*, K); Ile Maurice, forêts obscures, sur *Antidesma madagascariensis.*

Cette variété, la plus proche selon Danser de la variété typique, est endémique aux Mascareignes et caractérisée par sa taille plus petite, sa moindre ramification, son moins grand nombre d'entrenœuds qui sont plus cylindriques, plus épais et coriaces, sans ou avec 1-3 (5) nervures peu saillantes.

Distribution : Mascareignes : Maurice : Mt Pouce, sur *Antidesma madagascariensis* et *Nuxia* sp. (Boivin sans numéro, Commerson sans numéro et Vesco sans numéro en 1849 in Herb. P) (Bowles sans numéro et Carmichæl sans numéro in Herb. K); Rodriguez : sur *Fernelia* sp. (Balfour sans numéro et Duncan sans numéro in herb. K) (Jauffret sans numéro in herb. 1 Maurice).

2. **K. opuntia** var. **Gaudichaudii** (van Tiegh.) Dans. (ibid.).
Type : Gaudichaud s. numéro en 1837 (holotype P); I. de la Réunion.
Caractéristiques et bibliographie : cf. Flore de Madagascar p.

Distribution : Mascareignes : Maurice : Mt Pouce, avec la var. *Bojeri*, sur les mêmes hôtes et sur *Eugenia colinifolia* Bijoux sans numéro et Boivin sans numéro in herb. P); Rodriguez : sur *Fernelia buxifolia* (Balfour sans numéro in herb. P); Réunion : sur *Jossia* sp., *Jossinia buxifolia*, *Prockia* sp., et *Xanthophyllum* sp. (Commerson sans numéro; Frappier 335; de l'Isle sans numéro; Moricand sans numéro; Richard 497 et 779 in herb. P). — Seychelles, Madagascar, Comores et Ethiopie.

K. opuntia var. **Richardii** (van Tiegh.) Dans. (ibid.).
Type : Richard 218 (holotype de *B. Richardii* in herb. K).
Caractéristiques et bibliographie : cf. Flore de Madagascar, p. 114.

Distribution : Mascareignes : Maurice : Bois Maigre, sur *Nuxia verticillata* (Bory sans numéro in herb. P; Ph. Ayres sans numéro in herb K; Vaughan 1350 et Dep. Agric. sans numéro in herb. I. Maurice); Réunion : Bois à Salasis, Hauts du Buton, forêts de montagnes, Hellbour vers 1300 m d'alt. sur *Nuxia verticillata* et *Prockia* (Armance sans numéro, Boivin 1286, Commerson sans numéro, Delessert sans numéro, Richard sans numéro et Vieillard sans numéro in herb. P; Boivin sans numéro; Bojer sans numéro et Carmichael sans numéro in herb. K); Lam et Meeuse 5216 (herb. P et K); Rodriguez : sur *Fernelia* sp. (Duncan 94 in herb. K) — ?Seychelles, sur *Sideroxylon* sp. (Horne 574 in herb. K) — Madagascar.

Source : MNHN, Paris

BILIOGRAPHIE CITÉE

(1) S. BALLE. — Bull. Ac. Sc. col. Belg. **25**, 5 (1954) et nouv. sér. 11, 6 (1957).
(2) — Bull. Soc. Bot. Belg. **88** (1955).
(3) — Webbia **11** (1955).
(4) — Lejeunia, Mém. **11** (1960).
(5) — Adansonia, nouv. sér. **1**, 2 (1961).
(6) — Trab. Mem. Junta Invest. Ultram. 2 ser. n° (à paraître).
(7) CHATIN G. A. — Anatomie comparée des végétaux — Loranthacées (1856-62).
(8) DANSER B. H. — Bull. Jard. Bot. Buit. ser. 3, **10** (1929).
(9) — — — — **11** (1931).
(10) — — — — **14**, 2 (1937).
(11) — — — — **16**, 1 (1938).
(12) — — — — **16**, 2 (1940).
(13) — Verh. kon. Ak. Wet. Amsterd. afd. nat. 2 sect. **29**, 6 (1933).
(14) — Rec. Trav. Bot. Néerl. **31** (1934).
(15) — The Philipp. Journ. Bot. Sc. **58** (1935).
(16) — Blumea **2** (1936) et **3** (1940).
(17) ENGLER A. in ENGLER und PRANTL. — Die Nat. Pflanzenfam. Nachtr. I (1897).
(18) HUMBERT H. — Année Biolog. 3e sér. **31** (1956).
(19) HUTCHINSON F. — The Families of flowering plants (1926-34).
(20) JOHRI B. M. and BHATNAGAR S. P. — Proc. Nat. Inst. Sc. India Biol. Sc. **26** (1960).
(21) KRAUSE K. in ENGLER UND PRANTL. — Die Nat. Pflanzenfam. 2 Aufl. 16 b (1935).
(22) LECOMTE H. — Not. syst. I (1923) et IV (1927.)
(23) METCALFE C. R. AND CHALK L. — Anatomy of the Dicotyledones. — II. *Loranthaceae* (1950).
(24) SOYER-POSKIN D. et SCHMITZ A. — Lejeunia, nouv. sér., **7** (1962).
(25) SINGH B. — Agra Univ. Journ. Res. **3**, 1 (1954).
(26) SPRAGUE in THYSELTON-DYER. — The Flora of Tropical Africa VI, I (1910).
(27) THODAY D. — Proc. Roy. Soc. Biol. 145, 146, 147, 149, 152 et 157 (1956-63).
(28) VAN CAMPO M. et S. BALLE. — Palynologie Africaine (à paraître).
(29) VAN TIEGHEM P. — Bull. Soc. Bot. Fr. **42** (1895).
(30) WIGHT R. — Ic. Plant. Ind. orient. III, pl. 1181 (1843-46).

Source : MNHN, Paris

NOTES SUR QUELQUES ROSACÉES ASIATIQUES (I) (PARINARI, PRUNUS)

par

J. E. Vidal

(Laboratoire de Phanérogamie, Paris)

Au cours de la révision de la famille des Rosacées pour la Flore du Cambodge, du Laos et du Vietnam, j'ai été amené à établir quelques nouvelles combinaisons, des synonymies nouvelles ou des taxa nouveaux.

J'expose ici les premiers résultats de ces recherches dans le but de leur assurer une diffusion rapide, le travail de révision complète de la famille devant encore demander un assez long délai.

J'adresse mes vifs remerciements aux conservateurs des herbiers de Kew, du British Museum, d'Edimbourg et de Leiden qui m'ont aimablement communiqué spécimens ou phototypes.

1. **Parinari anamensis** (Hance) J. E. Vidal, comb. nov.

Parinarium anamense Hance, Journ. Bot. **15** : 333 (1877); Cardot, Fl. Gén. Indoch. **2** : 615. fig. 57 (1920); Craib., Fl. Siam. Enum. **1** (4) : 563 (1931).

Syn. nov. : *Parinarium albidum* Craib, Kew Bull. 1912 : 152 (1912); Cardot, Fl. Gén. Indoch. **2** : 616 (1920). — Type : *Kerr. 604*, Doi Sootep, 300 m, Chieng Mai, N. Thailande.

Remarques. — Certains auteurs considérant les deux noms *Parinari* Aublet (1775) et *Parinarium* Juss. (1789) comme une simple variante orthographique, ne voient pas la nécessité de créer de nouvelles combinaisons quand on reprend dans les binômes spécifiques le nom générique prioritaire *Parinari*. Il me semble plus logique de le faire, les deux noms génériques pouvant en fait être attribués à des auteurs différents et les noms spécifiques devant de toute façon être modifiés par raison d'accord grammatical.

2. **Prunus cerasoides** D. Don

Don, Fl. Nepal. : 239 (1825); Koehne in Sargent, Pl. Wils. **1** : 254 (1912).

Syn. nov. : *Prunus campanulata* Maxim., Bull. Ac. Sc. St Pétersb. **29** : 103 (1883) et Mél. biol. **11** : 698 (1883); Cardot, Fl. Gén. Indoch. **2** : 627 (1920); Chevalier, Rev. Bot. appl. **22** : 371 (1942). — Type : *De Grijs* in Herb. *Hance 7046*, Fokien, Chine.

Prunus Hosseusii Diels in Fedde, Repert. nov. Spec. **4** : 289 (1907); Koehne in Sargent, Pl. Wils. **1** : 253 (1912); Craib, Fl. Siam. Enum. **1** (4) : 565 (1931). — Type : *Hosseus 260*, Doi Sutep, 1600 m, N. Thailande (P).

Prunus cerasoides Don var. *campanulata* Koidzumi, Journ. Coll. Sc. Tokyo **34** (2) : 264 (1913).

Source : MNHN, Paris

Remarques. — Les deux espèces *P. campanulata* Maxim. et *P. Hosseusii* Diels peuvent être considérées comme conspécifiques de *P. cerasoides* Don. La première s'en distinguerait seulement par le pétiole non glanduleux, les sépales obtus et les pétales suborbiculaires. La deuxième serait intermédiaire entre *P. cerasoides* et *P. campanulata* avec le pétiole glanduleux, les sépales obtus et les pétales elliptiques. Ces différences pouvant être considérées comme de simples variations ne justifient pas, à mon avis, la séparation de trois taxa distincts de rang spécifique.

3. **Prunus cochinchinensis** (Lour.) Koehne

Koehne, Bot. Jahrb. **52** : 300 (1915); Merrill, Trans. Amer. Phil. Soc. n. ser. **24** : 183 (1935); Chevalier, Rev. Bot. appl. **22** : 369 (1942); Vidal, Not. syst. **14** : 49 (1950).
Amygdalus cochinchinensis Lour., Fl. Coch. : 316 (1790).

Remarque. — En l'absence du type non retrouvé la description trop sommaire de cette espèce par Loureiro ne permet pas de l'identifier avec l'une des espèces indochinoises connues. J'ai émis autrefois l'hypothèse (Vidal, 1950) qu'elle pourrait être un *Elaeocarpus*, certaines espèces de ce genre ayant aussi un noyau alvéolé. Cependant la description de la graine « ayant la forme et l'odeur de celle de l'amandier » semble indiquer qu'il s'agit bien d'un *Prunus*. Dans ce cas, les feuilles entières et le fruit ovoïde pourraient indiquer soit *P. Wallichii* Steud., soit *P. javanica* Miq., soit encore une variété de *P. Fordiana*. Quoi qu'il en soit, le spécimen *Poilane* 23 397 rapporté par Chevalier (l. c.) à *P. cochinchinensis* est bien un *Elaeocarpus* (noyau cérébriforme à 3 sillons).

D'autre part le spécimen *Chanel-Serre* 716, récolté à Men Leou Keou (Chine) et distribué sous le nom *Amygdalus cochinchinensis* Lour. doit être rapporté à *Prunus tomentosa* Thunb.

4. **Prunus Fordiana** Dunn var. **Fordiana**

Dunn, Journ. Bot. **45** : 402 (1907); Koehne, Bot. Jahrb. **52** : 301 (1915).
Syn. nov. : *Prunus multipunctata* Card., Fl. Gén. Indoch. **2** : 626 (1920); Not. syst. **2** : 20 (1920). — Type : *Bon 4213*, S. O. Tonkin (P).
Prunus phaeosticta Maxim. var. *ancylocarpa* Vidal, Not. syst. **13** : 293 (1948). — Type : *Poilane 23266*, Bokor, Cambodge (P).

Remarques. — 1. Les spécimens décrits par Cardot sous le nom de *P. multipunctata* ne se différencient pas fondamentalement de *P. Fordiana ;* tout au plus pourrait-on les considérer comme une forme à ponctuations remarquables sur la face supérieure des feuilles, celles-ci étant, en outre, moins coriaces et pouvant atteindre 10-12 cm de long.

2. Les variétés précédemment décrites sous les noms de *P. phaeosticta* var. *ancylocarpa* et var. *dimorphophylla* (cf. § 5) se placent mieux dans le groupe de *P. Fordiana* en raison de leur fruit ovoïde, celui de *P. phaeosticta* étant sphérique.

5. **Prunus Fordiana** Dunn var. **Balansae** (Koehne) J. E. Vidal, stat nov.

Source : MNHN, Paris

P. Balansae Koehne, Bot. Jahrb. **52** : 301 (1915); Cardot, Fl. Gén. Indoch. **2** : 625 (1920). — Type : *Balansa 3391*, prov. Sontay, N. Vietnam (P).

Syn. nov. : *P. phaeosticta* Maxim. var. *promerocarpa* Card., Fl. Gen. Indoch. **2** : 625 (1920); Not. syst. **4** : 20 (1920). — Syntypes : *Bon 3285, 3319, 3367, 4070*, S. O. Tonkin (P).

P. phaeosticta (non Maxim.) auct. Merr., Trans. Amer. Philos. Soc. n. ser. **24** : 133 (1935).

P. Balansae Maxim. var. *ilicifolia* Vidal, Not. syst. **13** : 294 (1948) — Type : *Chevalier 40212*, An Lông, prov. Quang Tri, C. Vietnam (P).

P. phaeosticta Maxim. var. *dimorphophylla* Vidal, Not. syst. **13** : 293 (1948). — Type : *Poilane 7110*, Bana, C. Vietnam (P).

Remarques. — Il est préférable de rattacher les diverses formes de *P. Balansae* à *P. Fordiana* (nom plus ancien), des formes intermédiaires reliant les deux groupes. La variabilité porte principalement sur les feuilles (entières, dentées ou même épineuses à l'état jeune) et le nombre d'étamines (20-40).

La variété est assez bien caractérisée par la taille des feuilles (dépassant 10 cm en général), la présence d'un acumen bien marqué et la situation extra-marginale des glandes subbasales.

6. **Prunus Fordiana** Dunn var. **racemopilosa** J. E. Vidal, var nov.

Arbuscula 2,5 m alta. Lamina 12-14 cm longa, 2,5-3,5 cm lata, integra vel ± serrata, glandulis 2, basalibus, excavatis, circularibus, extramarginalibus. Petiolus 5 mm longus. Inflorescentiae racemosae, axillares, dense pubescentes, 2 cm longae, squamis ac bracteis ciliatis, anthesis tempore persistentibus, munitae.

Arbuste de 2,5 m de haut.

Feuilles à limbe ayant 12-14 × 2,5-3,5 cm, entier ou ± denté; glandes basales 2, circulaires, excavées, extra-marginales. Pétiole long de 5 mm.

Inflorescences en grappes axillaires, densément pubescentes, longues de 2 cm, pourvues à la base et au niveau des fleurs de bractées ciliées, persistantes au moment de la floraison.

Type : Vietnam (Nord), prov. Mon Cay, env. Ha Coi, *W. T. Tsang 27163* (P).

Distr. — Vietnam (Nord).

Écol. — Fourrés littoraux sur sables. Fleurs en novembre.

Remarques. — Les affinités de ce taxon sont groupées dans le tableau ci-contre.

On y voit que cette variété diffère de var. *Balansae* par l'inflorescence velue, le limbe plus étroit et le pétiole plus court; de *P. Jenkinsii* Hook. f., par la présence de ponctuations à la face inférieure du limbe; enfin, de *P. spinulosa* Sieb. & Zucc. var. *pubiflora* Koehne (= *P. limbata* Card.) par la présence de ponctuations, la situation extra-marginale des glandes foliaires et le pétiole 2 fois plus court.

En l'absence de fruit, la présence de courtes soies à la base interne du calice est un caractère qui permet de maintenir ce taxon dans le groupe de *P. Fordiana*, mais il pourrait aussi être considéré comme une

Source : MNHN, Paris

	P. Fordiana v. Balansae	*P. Fordiana v. racemopilosa*	*P. Jenkinsii*	*P. spinulosa v. pubiflora*
Limbe largeur..... ponctuations glandes.....	4-5 cm + subbasales elliptiques extra-margin.	2,5-3,5 cm + basales circulaires extra-margin.	3-5 cm 0 basales circulaires extra-margin.	3,5-4 cm 0 subbasales elliptiques marginales
Pétiole.....	8-10 mm	5 mm	5-8 mm	10 mm
Inflorescence.	glabre	velue	velue	velue

variété non ponctuée de *P. Jenkinsii*, si le fruit avait un noyau réticulé à parois épaisses et dures.

7. **Prunus javanica** (Teysm. et Binn.) Miq.

Miquel, Ft. Ind. Bat. **1** (1) : 365 et 1085 (1855); Koord., Meded. Lands Plantent **19** : 448 (1898); Koord. & Val., Ic. Bogor. **2** : 169, t. 140 (1904); Koehne, Bot. Jahrb. **52** : 297 (1915); Hallier, Beih. Bot. Centralbl. **34** (2) : 23 (1917); Backer, Fl. Jav. **1** : 521 (1963).

Basonyme: *Cerasus javanica* Teysm. et Binn., Nat. Tijdschr. Ned. Ind. **2** : 309 (1851).

Syn. nov. : *Prunus martabanica* Wall. ex Kurz, For. Fl. Brit. Burma **1** : 434 (1877); Hook. f., Fl. Brit. Ind. **2** : 316 (1878); King, Mater. Ft. Mal. Penins. **9** : 28 (1905). — Type *(Cerasus martabanica* Wall., nom. nud.*) : Vallich 4902*, Moulmein (K).

Prunus martabanica var. *scortechinii* King, Journ. As. Soc. Beng. 66 (2) : 285 (1898). — Syntypes : *Scortechini 1782, King's Coll. 5638*, Perak.

Prunus Forbesii Koehne, Bot. Jahrb. **52** : 297 (1915). — Type : *Forbes 2728* Sumatra (L).

Prunus nitida Koehne, Bot. Jahrb. **52** : 298 (1915); Cardot, Fl. Gen. Indoch. **2** 622 (1920); nom. illeg. : non Salisb. Prodr. : 356 (1796). — Type (*Pygeum nitidum* Pierre ex Lanessan, nom. nud.) : *Pierre 1717* (*1719* in catal. manusc.), mars 1878 prov. Ba Ria, S. Vietnam (P).

Prunus nitens Craib, Fl. Siam. Enumer. **1** (4) : 565. (1931). — Type : cf. *P. nitida*,

Laurocerasus martabanica Schneid., Ill. Handb. Laubh. **1** : 648 (1906). — Type cf. *P. martabanica*.

8. **Prunus macrophylla** Sieb. et Zucc. var. **adenopoda** (Koord. et Val.). J. E. Vidal, stat. nov.

Syn. nov. : *Prunus adenopoda* Koord. & Val., Bull. Inst. Bot. Buit. **2** : 10 (1899); Ic. Bogor. **2** : 167. T. 139 (1904); Koord., Exkurs. - Fl. Java **2** : 337. 1912; Koehne, Bot. Jahrb. **52** : 302 (1915). — Type : *Koorders 6419 B*, Java (L).

Prunus macrophylla var. *crassistyla* Cardot, Fl. Gén. Indoch. 2 : 624 (1920); Not. syst. **4** : 23 (1920). — Type : *Bon 3814*, S. O. Tonkin (P).

Remarques. — L'espèce *P. adenopoda* ne peut être maintenue distincte du seul fait d'avoir des feuilles entières, car certains spécimens présentent sur le même rameau des feuilles entières et des feuilles dentées.

D'autre part, l'assimilation à *P. javanica*, faite par certains auteurs,

Source : MNHN, Paris

ne nous paraît pas justifiée : la variété *adenopoda* en diffère par les feuilles à bordure épaissie, sans ponctuations, à pétiole pourvu de glandes saillantes, par les étamines moins nombreuses (20 au lieu de 25-40) et par le style plus court que les étamines.

9. **Prunus salicina** Lindl.

Lindley, Trans. Hort. Soc. **7** : 239 (1830); Maxim., Mél. biol. **11** : 690 (1883); Koehne in Sargent, Pl. Wils. **1** (3) : 580 (1913).

Syn. nov. : *Prunus thibetica* Franch., Nouv. Arch. Mus. Paris, sér. 2, **8** : 215 (1885) et Pl. David. **2** : 33 (1885); Koehne in Sargent, Pl. Wils. **1** (2) : 280 (1912).

Type : *David*, avril 1869, Thibet oriental (P).

Remarques. — L'espèce *P. thibetica* représentée par le seul spécimen type ne diffère de *P. salicina* que par les pétales plus courts (3-4 mm au lieu de 5-10), caractère insuffisant pour lui attribuer un rang spécifique distinct.

10. **Prunus spinulosa** Sieb. et Zucc. var. **spinulosa**

Siebold & Zuccarini, Abh. Acad. Munch. **4** (2) : 122 (1843); Fl. Jap. Fam. Nat. **1** : 14; Koehne, Bot. Jahrb. **52** : 300 (1915); Koidzumi, Journ. Coll. Sc. Tokyo **34** (2) : 290 (1913).

Les spécimens suivants distribués par l'Arnold Arboretum sous le nom *Prunus microbotrys* Koehne (synonyme de *P. Wallichii* Steud.) doivent être rapportés à *Prunus spinulosa* (subg. *Padus*, sect. *Laurocerasus*, subsect. *Sclerocraspedon*) : Kweichow, Fan Ching Shan, *Steward, Chiao et Chiéo 375* (6 sept. 1931), *751* (25 oct. 1931), *766* (20 oct. 1931).

11. **Prunus spinulosa** Sieb. et Zucc. var. **pubiflora** Koehne

Koehne, Bot. Jahrb **52** : 300 (1915).

Syn. nov. : *Prunus limbata* Cardot, Not. syst. **4** : 21 (1920). - Type : *Henry 13228*, Yuanchang, 1600 m, Yünnan (E).

Les deux noms s'appliquent au même spécimen type. Rien ne s'opposant à lui conserver le statut de variété, c'est donc le nom de Koehne prioritaire qui doit être retenu.

12. **Prunus Wallichii** Steud.

Steudel, Nomencl. bot. ed. 2, **2** : 404 (1841); Merrill, Contr. Arn. Arb. **8** : 72 (1934).

Syn. nov. : *Prunus microbotrys* Koehne in Sargent, Pl. Wils. **1** : 62 (1911); Bot. Jahrb. **52** : 296 (1915). — Type : *Wilson 2847*, Ya Chou Fu, 1300 m, W. Setchouen.

Prunus acuminata f. *microbotrys* Koehne, Bot. Jahrb. **52** : 296 (1915). — Type : cf. *P. microbotrys*.

Remarques. — Koehne (l. c.) avait déjà considéré *P. microbotrys* comme synonyme de *P. acuminata* f. *microbotrys*. Le nom *P. acuminata* Dietr. (1843) devant être abandonné comme illégitime à cause de l'existence antérieure de *P. acuminata* Michaux (1803) et devant être remplacé par *P. Wallichii* Steud., il en résulte que *P. microbotrys* devient synonyme de *P. Wallichii*.

Source : MNHN, Paris

13. Spécimens dont la détermination est a changer ou a compléter

Chanet-Serre 716, Men Leou Keou, Chine (G) : *Prunus tomentosa* Thunb.
Griffith 1932, 1934, 1935, 1936, 1937, Bhutan (G) : *P. cerasoides* Don.
— *1940*, Bhutan (G) : *P. persica* (L.) Batsch.
Ko 50 362, Lung Tou Shan, Kwangtung (SYS, G) : non *P. phaeosticta* Maxim. sed *Fagaceae*.
Lobb 57, 328, Java (G) : *P. javanica* Miq.
Maire, juin 1913, Long Ky, Yunnan (G) : *P. Balfourii* Card.
Schneider 313, 4048 Yunnanfou, Yunnan (G) : *P. armeniaca* L.
— *2850, 3040*, Yunnan (G) : *P. venosa* Koehne.
Steward, Chiao et Chieo, 375, 751, 766, Kweichow (P) : *P. spinulosa* Sieb. & Zucc. var. *spinulosa*.
Steward et Chieo 186, Kwangsi (G) : *P. cerasoides* D. Don.
Tsang 22 721, Kwangsi (G) : *P. macrophylla* Sieb. & Zucc.
Zollinger 959, 3781 Java (G) : *P. javanica* Miq.

Index des taxa cités

N. B. Les combinaisons ou taxa nouveaux sont en caractères gras; les synonymes, en italique.

§§

Amygdalus cochinchinensis 3
Cerasus javanica 7
Cerasus martabanica (syn. nov.).... 7
Laurocerasus
martabanica (syn. nov.)..... 7
Parinari anamensis (comb. nov.). 1
Parinarium
albidum (syn. nov.)..... 1
anamense (syn. nov.)..... 1
Prunus
acuminata Mich..... 12
acuminata Dietr..... 12
— f. *microbotrys* (syn. nov.).. 12
adenopoda (syn. nov.)..... 8
armeniaca 13
Balansae (syn. nov.)..... 5
— v. *ilicifolia* (syn. nov.).... 5
Balfourii 13
campanulata (syn. nov.)..... 2
cerasoides 2, 13
— v. *campanulata* (syn. nov.). 2
cochinchinensis 3
Forbesii (syn. nov.)..... 7
Fordiana
— v. **Balansae** (st. nov.).. 5, 6
— v. Fordiana 4
— v. **racemopilosa** (var. nov.) 6

§§

Hosseusii (syn. nov.)..... 2
javanica 7, 13
Jenkinsii 6
limbata (syn. nov.)..... 6, 11
macrophylla
— v. **adenopoda** (st. nov.). 8
— v. *crassistyla* (syn. nov.)... 8
— v. macrophylla 13
martabanica (syn. nov.)..... 7
microbotrys (syn. nov.)..... 10, 12
multipunctata (syn. nov.)..... 4
nitens (syn. nov.)..... 7
nitida (syn. nov.)..... 7
persica 13
phaeosticta auct..... 5, 13
— v. *ancylocarpa* (syn. nov.). 4
— v. *dimorphophylla* (syn. nov.). 5
— v. *promerocarpa* (syn. nov.) 5
salicina 9
spinulosa
— v. spinulosa 10, 13
— v. puhiflora 6, 11
thibetica (syn. nov.)..... 9
tomentosa 13
venosa 13
Wallichii..... 12
Pygeum nitidum 7

Source : MNHN, Paris

NOTES CYPEROLOGIQUES

II. DEUX NOUVEAUX *SCLERIA* OUEST-AFRICAINS

par J. Raynal

La révision des *Scleria* africains *(Cyperaceae)* des herbiers du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris et de l'Institut Français d'Afrique Noire de Dakar nous a fourni deux espèces nouvelles, l'une du Sénégal, l'autre de Guinée, chacune d'elles représentée par une seule récolte, composée cependant de matériel en bon état et relativement abondant. Il s'agit d'espèces bien différenciées, se distinguant immédiatement des *Scleria* africains affines déjà connus.

Ni la bibliographie ni l'examen des collections américaines et asiatiques du Muséum n'ont permis d'identifier ce matériel.

Ces deux récoltes n'étant pas récentes (1929 et 1943) et provenant de régions d'accès facile et bien prospectées, il s'agit vraisemblablement d'espèces très localisées; il est possible, malheureusement, que l'une d'elles soit déjà disparue.

Scleria guineensis J. Raynal, *sp. nov.* (t. 1).

Herba **annua, gracilis, glaberrima, 25-35 cm alta.** ***Radix*** **fibrosa fibrillis tenuibus atrorubris.** ***Caules*** **1-3, erecti, foliati, obscure trigoni, laeves, tenuissimi (0,4 mm lati).** ***Folia*** **setacea, 10-20 cm longa, 1 mm lata, vaginis purpurascentibus trigonis laevibus, ore truncatis.** ***Inflorescentia*** **bis divisa, perlaxa, paniculata, 5-10 cm longa, 3-5 cm lata, ramis filiformibus atrorubris apice incrassatis, primariis usque ad 6 cm longis, secundariis 10-15 mm longis spiculas 1-2 terminales gerentibus. Aliquot spiculae singulae in axillis ramorum asdunt.** ***Spicula*** **androgyna vel mascula 5 mm longa, atropurpurea, prophylla infima minuta, anguste lanceolata, glumis 2 infimis vacuis distichis, tertia foeminea lanceolata, acuta, 3-4 mm longa, carina viride; ceterae glumae (circa 10) masculae, quarum 2 inferiores subdistichae, glumae foemineae similes sed longiores (usque ad 5 mm), ceterae pallidiores, minores, obtusae, plus minusve spiraliter dispositae.** ***Stamina*** **2, antherae lineares, 2, 5 mm longae, connectivum apice breviter barbatum.** ***Achaenium*** **oblongo-ellipticum, subteres, 1,8 mm longum, per longitudinem tenuiter striatum lineis elevatis numerosis, apice styli basi atrobrunnea subcrassa mucronatum. Pericarpium nitidum, pallidum vel griseum, fragile.** ***Stylus*** **longe persistens, brunneus, papillosus; basis styli brevis, crassa; stigmata 3 longa.** ***Hypogynium*** **triangulare, cum basi achaenii confusum, rufum, margine sinuatum.** ***Semen*** **luteum, trigonum.**

Source : MNHN, Paris

Pl. 1. — *Scleria guineensis* J. Raynal; **A**, plante entière × 1/2; **B**, épillet × 10; **C**, akène × 20; **D**, diagramme schématique de l'épillet.

Source : MNHN, Paris

Ex affinitate *S. poaeoidis* Ridley et *S. glabrae* Böck., sed bene distincta praecipue achaenii characteribus.

In arenosis humidis prope Friguiagbé (République de Guinée), 13. 9. 1943, *Boismare 367* in herb. Chillou 3905 (holotypus, herb. I. F. A. N., Dakar; isotypi, P, K).

Cette élégante espèce présente quelques traits remarquables : quoique certainement affine des *S. poaeoides* et *S. glabra*, elle possède un akène totalement distinct de ceux que montrent ces dernières, et qui, curieusement, s'apparente plutôt, par sa forme et son ornementation, à celui de *S. africana* Benth. (= *Diplacrum africanum* (Benth.) C. B. Cl.), plante par ailleurs très différente. Cette striation longitudinale de l'akène, sans trace d'ornementation transversale, a même figuré parmi les caractères invoqués pour maintenir le genre *Diplacrum* (voir à ce sujet Kern (7). On a ici un fait de plus contre cette distinction.

Le style de *S. guineensis* a un aspect très particulier, dû à sa base courte et trapue et ses longs stigmates épais, l'ensemble étant chargé de nombreuses papilles. La longue persistance du style sur l'akène développé est également une anomalie pour le genre.

Nous sommes sûrs que les akènes décrits sont, sinon mûrs, du moins identiques à des akènes mûrs; en effet, l'un des exemplaires étudiés portait encore, parmi ses racines, le fruit d'où il était issu, en tous points semblable à ceux portés par les inflorescences : même ornementation, même fragilité du péricarpe rigide mais très mince; cette fragilité contraste avec la dureté habituelle des akènes de *Scleria ;* est-ce une transition vers les péricarpes membraneux des *Afrotrilepis*, *Coleochloa*, *Microdracoides?*

A eux seuls, les caractères très particuliers de la fleur femelle permettent d'affirmer que l'on est en présence d'une espèce bien différenciée. S'agit-il d'une microendémique? Ce n'est pas impossible dans cette région où les grès supportent une flore très intéressante, dont le rare *Microdracoides squamosus* Hua n'est pas le moindre ornement.

Scleria Chevalieri J. Raynal, *sp. nov.* (t. 2).

***Herba* glabra, ut videtur perennans (basis incognita). *Caulis* robustus, 90 cm excedens, acute triqueter, 5-7 mm latus, angulis retrorsum scaber et bractearum vaginis decurrentibus anguste trialatus. Folia inferioria desunt. *Bractea* infima inflorescentiae foliacea, 30-35 cm longa, 2 cm lata, trinervis, marginibus carinaque antrorsum scabra, vagina trigona ampla anguste trialata, ore in ligulam triangularem obtusam margine pallide coriaceam producta. Bracteae superiores simillimae sed minores, ultima anguste linearis, 7 cm longa. *Inflorescentia* 60-75 cm longa, e 3-4 paniculis partialibus constituta, ultima terminalis 15-20 cm longa, ceterae axillares paulo minores. Paniculae partiales e racemis rigidiusculis suberectis 1-12 cm longis et rhachide scaberrima compositae. *Spiculae* axillares, 4-nim pseudo-fasciculatae, spiculae 2 superiores fertiles subsessiles, 2 inferiores masculae, conspicue pedicellatae. *Spicula* fœminea 11 mm longa, glumis distichis, infima vacua**

Source : MNHN, Paris

Pl. 2. — *Scleria Chevalieri* J. Raynal; **A**, tige florifère, moitié supérieure (seule connue) × 1/3; **B**, pseudo-fascicule d'épillets, montrant un épillet mâle et un épillet fertile, × 5; **C**, akène vu de dessous et de profil, × 5; **D**, diagramme d'un épillet femelle.

Source : MNHN, Paris

6 mm longa, secunda fertilis 8 mm longa, tertia vacua 10 mm longa, ultima occulta minutissima vacua. Glumae 3 inferiores carinatae, late lanceolatae, acuminatae, rufescentes. Spicula mascula 5-6 mm longa, pedicello brevior, glumis numerosis, basi subdistichis, supra spiraliter dispositis. *Stamina* 3, antherae lineares 2,5 mm longae, connectivum longe productum supra antheras in acumen glabrum brunneum 0,5 mm longum. *Achaenium* globosum, 4 mm in diametro, 5 mm longum cum basi; corpus achaenii nitidum, laeve, brunneo-griseum, apice minutissime mucronatum; basis achaenii triangularis, pyramidata, hypogynio brunneo cincta. *Hypogynium* angustum, refractum, margine integerrima, 0,6 mm lata.

***S. lacustris* Wright affinis, praecipue differt spiculis multo majoribus, fertilibus foemineis nec androgynis, pallidioribus, spiculis masculis longiore pedicellatis, achaenio duplo majore globoso nec ovoideo, hypogynio latiore et magis evoluto.**

In paludibus Promontorii Viridis (Niayes, route de Dakar à Rufisque, Sénégal), 17. 11. 1929, *Chevalier 33902* (holotypus, P. isotypus, K).

Il est étonnant que cette espèce remarquable soit longtemps demeurée ignorée; le classement erroné de la totalité du matériel sous le nom de *S. racemosa* Poir. dans la collection Chevalier, est sans doute la raison de cet oubli. Il n'est pas moins étrange qu'aucun autre échantillon de cette espèce n'ait été récolté depuis dans les Niayes, pourtant très prospectées par les botanistes dakarois. On doit craindre que cette carence n'indique une disparition de la plante à la suite de la récente mise en culture intensive de presque toutes les Niayes, désastre réel pour leur riche végétation relictuelle. Nous espérons que des récoltes ultérieures infirmeront cette hypothèse.

Chevalier indique sur l'étiquette : « Grande Cypéracée formant parfois des peuplements purs dans les grands marais des Niayes; route de Dakar à Rufisque ». La localité imprécise ne permet pas d'orienter les recherches, mais nous pensons que ce *Scleria* ne peut se rencontrer que dans les Niayes les plus creuses, au centre desquelles l'inondation est plus longue et s'accompagne d'un certain ensoleillement.

Chevalier a-t-il réellement vu cette Cypéracée en plusieurs points? L'a-t-il confondue avec *S. racemosa* subsp. *depressa* (voir ci-dessous), banale dans les Niayes, ou encore avec *S. lacustris* qui, bien qu'oubliée par Berhaut (2), fait partie de la flore sénégalaise, et existe en particulier dans le Cap Vert en quelques points : Pitot et Adam (10) la signalent à Kayar; les échantillons Pitot de l'herbier I. F. A. N. proviennent de Malika; nous l'avons nous-même récoltée à Tiaroye et Sangalkam. Malgré l'affinité nette entre *S. Chevalieri* et *S. lacustris*, des caractères qualitatifs (et non seulement quantitatifs) les séparent : forme de l'akène et du disque hypogyne, absence de fleur mâle dans l'épillet fertile. La naissance de *S. Chevalieri* à partir de *S. lacustris* demeure hypothétique. Si l'on se réfère à l'excellente révision des *Scleria* malais de Kern (7), on trouve chez *S. Junghuhniana* Böck. un disque hypogyne identique à celui de notre nouvelle espèce; mais forme et taille de l'akène, ainsi

Source : MNHN, Paris

que les autres caractères de cette espèce asiatique rare, dont nous n'avons pas vu de spécimen, paraissent la rapprocher plutôt de *S. lacustris* Wright.

Scleria racemosa Poiret subsp. **depressa** (C. B. Clarke) J. Raynal, *stat. nov.*

= *Scleria racemosa* var. *depressa* C.B. Clarke in Thiselton-Dyer, Fl. Trop. Afr. **8** : 508 (1902).
= *Scleria depressa* (C.B. Clarke) Nelmes, Amer. Journ. Bot. **39** : 392 (1952).

L'espèce africaine *S. racemosa* Poiret est représentée par deux formes très proches, ne différant guère que par la présence ou l'absence d'un sillon circulaire sur l'akène, dont la forme est de ce fait plus ou moins aplatie. Ce caractère net mais unique ne peut à notre avis servir à distinguer deux bonnes espèces; mais la répartition des deux valeurs du caractère envisagé dans des aires géographiques contigües mais distinctes, dont la ligne de contact se situe au Cameroun, fait que ces deux taxa correspondent parfaitement á la définition des sous-espèces géographiques (géotypes).

En élevant la variété de Clarke au rang d'espèce, Nelmes (9) a désigné un lectotype : *Michelin* s. n., Sénégal.

Avant sa publication valide, le taxon était déjà apparu dans la bibliographie :

1. Boeckeler (3) décrivait en 1874 de façon très claire et complète un *Scleria racemosa* Poir. var. β, mais sans la nommer. Le seul échantillon cité était : « Richard, pl. Senegamb. n° 368 (ex Reliqu. Lehmann.), Senegambia. »

2. Clarke (4) en 1894 nommait sans description le *S. racemosa* var. *depressa*, en citant *Heudelot 368* (Senegambia) et *Barter 921* (Nupe, Nigeria).

3. Enfin, dans la publication valide, en 1902, Clarke (5) cite 6 échantillons, dont les deux précédents. Ces échantillons sont énumérés dans l'ordre habituel de la Flora of Tropical Africa, géographique, d'Ouest en Est, sans mention spéciale d'un type. *Heudelot 368* se trouve ainsi en tête de liste, suivi de l'échantillon *Michelin*, provenant également du Sénégal. Clarke joint à sa description la citation de sa publication antérieure dans le Conspectus Florae Africae.

Si un lectotype n'était pas déjà désigné par Nelmes, il apparaît évident que l'échantillon le plus susceptible d'être désigné comme tel serait *Heudelot 368*, seul cité dans les trois publications (en effet, *Richard 368*, nous l'avons vérifié dans l'herbier du Muséum, ne peut être qu'*Heudelot 368* : notre herbier en contient deux parts, dont l'une provient de l'herbier Richard, qui a dû transmettre à Lehmann l'échantillon vu par Boeckeler).

L'étude complète du protologue montre qu'on doit tenir compte, dans la désignation d'un lectotype, de la publication invalide de Clarke dans le Conspectus, citée en référence et faisant donc partie intégrante

Source : MNHN, Paris

du protologue. Le lectotype, dans ce cas, doit être l'un des deux échantillons cités dans cette première publication, et le choix de *Heudelot 368* est orienté par l'existence de la description ancienne de BOECKELER.

Cette position est fortement étayée par l'examen des échantillons utilisés par CLARKE dans l'herbier de Kew : 1° les étiquettes manuscrites de CLARKE mentionnent : « *Scleria racemosa* var. β *depressa* (Böck.) »; 2° CLARKE n'a porté nulle part de mention « type de la variété », contrairement à son habitude, ceci prouvant qu'il considérait BOECKELER comme l'auteur du taxon, donc l'échantillon *Heudelot* vu par ce dernier comme le type.

Cet échantillon, collecté sur une plante en très bon état et doté d'une étiquette soigneusement rédigée, mentionnant une localité précise (Ile Mac Carthy, actuellement située en Gambie), correspond parfaitement à la description de CLARKE.

Il apparaît que NELMES, qui ne donne aucune raison de son choix, l'a fait au hasard, sans connaître ou tenir compte des références antérieures à la publication valide. Il semble même qu'il ait (peut-être pour éviter de paraître choisir le premier des syntypes cités par CLARKE) utilisé le second... Cette hypothèse apparemment hasardeuse est pourtant étayée par le fait qu'il a agi exactement de même, dans sa révision des *Scleria* africains, pour les deux autres lectotypes qu'il a désignés (*S. Vogelii* Clarke et *S. Bequaertii* De Wild.).

L'échantillon *Michelin*, quoique très mauvais, correspond incontestablement à la description du taxon. Mais ce choix injustifié entraîne des conséquences regrettables : un taxon connu depuis longtemps, quoique non valablement publié, d'après un bon échantillon de référence *(Heudelot 368)*, se trouve désormais typifié par un spécimen très défectueux, cité pour la première fois seulement vingt-huit ans après la première apparition du taxon dans la bibliographie.

De plus, si le lectotype de NELMES est maintenu, il sera peut-être, du fait de son très mauvais état, impossible d'étudier d'éventuels caractères différentiels encore inconnus : en particulier, les feuilles de l'échantillon *Michelin*, cassées et déchirées, ne peuvent se prêter à une étude approfondie.

Ces différentes raisons nous obligent, bien que NELMES n'ait pas fait d'erreur systématique, mais seulement un « choix » malheureux, à proposer l'échantillon *Heudelot 368* comme lectotype de notre sous-espèce.

Nous n'insisterons pas sur la répartition géographique des deux sous-espèces de *S. racemosa* Poir., déjà bien définie par NELMES. La sous-espèce *depressa* se rencontre du Cap Vert au Cameroun; sa mention par ADAM (1) en Mauritanie nous paraît très suspecte. Les rares échantillons présentant un akène peu nettement sillonné, donc difficiles à classer, proviennent du Cameroun, ce qui ne saurait étonner, ce territoire chevauchant la limite des deux taxa, entre lesquels des croisements sont probablement possibles.

Source : MNHN, Paris

OUVRAGES CONSULTÉS

1. ADAM (J. G.). — Itinéraires botaniques en Afrique Occidentale. — Flore et végétation d'hiver de la Mauritanie Occidentale, Journ. Agr. Trop. et Bot. Appl. **9** (1962).
2. BERHAUT (J.). — Flore du Sénégal, Dakar 1954.
3. BOECKELER (O.). — Die Cyperaceen des Königlichen Herbariums zu Berlin, Linnaea **38** : 411-544 (1874).
4. CLARKE (C. B.). — *Cyperaceae*, in Durand et Schinz, Consp. Flor. Afr. **5** : 526-692 (1893-94).
5. CLARKE (C. B.). — *Cyperaceae*, in Thiselton-Dyer, Flora of Trop. Afr. **8** : 266-524 (1901-02).
6. CORE (E. L.). — The American Species of *Scleria* Brittonia **2**, 1 : 1-105 (1936).
7. KERN (J. H.). — Florae Malesianae Precursores, XXX : The genus *Scleria* in Malaysia, Blumea **11**, 1 : 140-218 (1961).
8. NELMES (E.). — Notes on *Cyperaceae*, XXXVIII : *Scleria* Berg., Sect. *Hypoporum* (Nees) Endl. in Africa, Kew Bull. **10** : 415-453 (1955).
9. NELMES (E.). — Notes on *Cyperaceae*, XXXIX : African species of *Scleria* excluding Sect. *Hypoporum*, Kew Bull. **11** : 73-111 (1956).
10. PITOT (A.) et ADAM (J. G.). — Excursion V 3 Sénégal du 7e Congrès International de Botanique de Paris, Ann. Ec. Sup. Sc. Dakar, **2** : 23-139 (1955).

Source : MNHN, Paris

LA THÉORIE DU DURIAN
OU
L'ORIGINE DE L'ARBRE MODERNE

par E. J. H. CORNER

Adaptation française par N. et F. Hallé

(2e partie)

LES CARACTÈRES DES ANGIOSPERMES PRIMITIVES

1. Postulat

Le fruit des tout premiers ancêtres des Angiospermes modernes, étaient des follicules ou des capsules, rouges, massifs, avec de nombreuses et volumineuses graines noires à arille rouge. A partir de ces prémices, bien dignes de surprendre, il est possible de faire les déductions suivantes :

2. Arbres

De tels fruits ne peuvent être nés que sur des rameaux massifs. Aucune herbe ne peut produire un durian, une noix de muscade, ou un fruit d'Annonacée, encore moins le bouquet de gousses à arilles des Légumineuses. Je puis donc en déduire que les Angiospermes ancestrales étaient des *Arbres*.

3. Habitat tropical

Les volumineuses graines arillées sont incapables d'entrer en dormance ou de résister à la dessiccation, elles ne peuvent survivre hors des forêts humides tropicales ou subtropicales. Donc, les ancêtres doivent avoir été des *arbres tropicaux*.

4. Feuilles composées

Les arbres tropicaux à rameaux massifs sont typiquement ceux qui ont d'immenses feuilles composées insérées en spirale, pennées ou palmées ; par ailleurs, chez de tels arbres, on trouve toujours des transitions vers la feuille simple. Donc ces arbres tropicaux ancestraux ont dû avoir des *feuilles composées* (primitivement pennées, car la feuille palmée n'est qu'une feuille pennée dont l'axe est réduit). Et c'est justement la condition

Source : MNHN, Paris

actuelle de nombreux arbres à fruits arillés (Méliacées, Sapindacées, Légumineuses, Connaracées, Sterculiacées, *Bocconia*, *Aesculus*).

5. Monocaulie.

Les deux principes complémentaires qui vont suivre interviennent avec une régularité telle, dans la construction des plantes à fleurs, qu'ils semblent se prêter à une étude mathématique :

a) *Conformité axiale.*

Dans une espèce donnée, plus l'axe principal est massif, plus les appendices de cet axe sont étendus ou complexes. Ainsi plus le rameau principal est épais, plus les feuilles sont grandes ou compliquées; on l'observe chez les formes de jeunesse des arbres (certaines ont des feuilles composées tandis que les branches ont des feuilles simples, comme chez *Artocarpus*, *Scaphium* et quelques Protacées), ou encore sur les tiges des plantes herbacées comme *Nicotiana* ou *Helianthus*, chez les Ombellifères en rosette, ou chez les Composées avec leurs larges feuilles basales qui diminuent de taille et de forme jusqu'à se changer en bractées.

b) *Diminution liée à la ramification.*

Plus la ramification est poussée, plus les extrémités des rameaux et leurs appendices diminuent de taille; ainsi chez *Solanum*, à mesure que la ramification s'accroît, les feuilles, les inflorescences, les fleurs, les fruits et les rameaux deviennent plus petits; chez *Carica papaya* les inflorescences ♀ peu ramifiées portent des fleurs rares mais grandes, tandis que les inflorescences ♂ très branchues portent un grand nombre de fleurs petites.

Ces deux principes permettent de comprendre sous quelles formes les Angiospermes primitives ont dû se présenter, afin de produire ces énormes fruits de notre postulat, et de comprendre comment se sont formés les Angiospermes modernes, avec leur ramification très poussée et leurs petits appendices. Ces deux principes, il importe de le noter, ne concernent pas les Algues qui assimilent plus ou moins par toute leur surface; ce sont des principes propres au Xérophyton. Chez ce dernier la tendance à une diminution régulière des appendices s'oppose à l'accrescence thalloïde des Algues.

Maintenant, prenons une Angiosperme arborescente à feuilles pennées, simplifions-la jusqu'à n'avoir plus qu'une tige unique (c'est le cas des formes de jeunesse), et changeons le bourgeon apical en une fleur terminale unique. Le résultat sera évidemment un arbre à aspect de *Cycas* avec une rosette d'appendices foliaires, les uns stériles et les autres fertiles. Tel doit avoir été l'aspect de la proto-légumineuse avec sa rosette terminale de follicules arillés géants.

Ce follicule de proto-légumineuse ressemble en effet, fidèlement, à la macrosporophylle des *Cycas*; pour le comprendre, il suffit de regarder la « graine » rouge pulpeuse d'un *Cycas* comme une graine arillée modifiée

Source : MNHN, Paris

(cf. *Taxus*), et d'enrouler sur elle-même la sporophylle pour former un follicule.

Prenons, maintenant, le problème en sens inverse; partons des fleurs axillaires. Elles sont déjà plus petites, quoiqu'encore massives (cf. fleurs de *Magnolia*, ou fleurs ♀ de *Carica*). Si les boutons axillaires se développent pour produire des inflorescences hautement ramifiées, les fleurs deviendront encore plus petites (comme celles des cymes d'Annonacées, ou de l'inflorescence ♂ de *Carica*, qui parfois possèdent encore une fleur ♀ terminale massive et solitaire).

Enfin, si la tige elle-même se ramifie, on obtiendra les très petites fleurs des panicules de Sapindacées, Méliacées, Mimosoïdées, et des autres arbres modernes dont les rameaux sont grêles, comparés aux tiges de leurs formes de jeunesse.

Le carpelle solitaire des Légumineuses modernes est semblable à celui des proto-légumineuses, mais l'aptitude à la fécondation est beaucoup plus précoce; ceci s'accorde avec les « caractères de bouton » de la fleur, relativement petite, des Légumineuses modernes, née sur une ultime ramification de haut degré. Ce follicule solitaire des Légumineuses modernes représente la macrosporophylle de Cycadale, mais son développement est *postérieur* à la fécondation et *non pas antérieur* à celle-ci (voir CORNER 1949) [1].

La macrosporophylle de Cycadale se déploie; le follicule des Légumineuses finit lui aussi par s'ouvrir. La macrosporophylle de Cycadale doit naître sur une tige massive; de même aussi le pédoncule de la fleur des Légumineuses s'épaissit, *après* la fécondation.

C'est donc sous l'effet de tendances héréditaires, que les ovules fécondés augmentent de volume jusqu'à devenir des graines, et que les fruits grossissent puis s'ouvrent.

Exactement opposé est le cas des Composées modernes, par exemple, qui ont réussi à échapper à ce joug héréditaire, l'akène ne présentant pratiquement aucun des caractères du follicule et de la capsule. Les structures des graines, et leurs exigences, devront occuper une place de plus en plus importante dans l'étude des plantes à fleurs.

La tige simple, avec une énorme fleur ouverte à l'extrémité, est une structure nécessaire à la production des énormes fructifications requises par la théorie du Durian; cela se réfère non à une fiction mais à une réalité, le *Cycas* bien connu, qui a si souvent été regardé comme le prototype des Angiospermes.

Sans entrer dans les détails, on comprend maintenant comment la Dicotylédone arborescente moderne a pu se différencier à partir de ce prototype par la ramification de toutes ses parties; d'où la diminution de

1. En 1942 (Bull. Soc. Bot. Fr.), EMBERGER soulignait déjà la différence de nature, qui sépare les *Préphanérogames* dont l'ovule se développe inéluctablement, des *Phanérogames* véritables, chez lesquelles la formation de la graine est déclenchée par la fécondation (voir aussi Traité de Botanique, CHADEFAUD et EMBERGER **2**, I : 257 (1960). — Note des Traducteurs.

Source : MNHN, Paris

la taille, la simplification structurale des branches, feuilles, fleurs, fruits et graines. Les fruits cependant tendent à garder la forme ancestrale de la macrosporophylle de *Cycas*, car la graine, en tant qu'organe de dispersion, est l'élément directeur et conservateur de la reproduction.

Typiquement, le *Cycas* est dépourvu d'entre-nœuds. Les grandes feuilles dominent le bourgeon terminal et la tige elle-même, comme chez les fougères arborescentes. Il semble que la tendance à produire des entrenœuds soit un procédé nouveau de rajeunissement, dominant toute l'évolution des Angiospermes et aboutissant à l'apparition du type herbacé; en effet l'allongement des entre-nœuds représente une sorte de prolongation du stade juvénile et permet la réalisation de longues tiges par le développement, non plus du rachis de la feuille, mais de sa base.

L'existence d'une phase *Cycas* dans l'évolution des Angiospermes est clairement démontrée par l'apparition d'entre-nœuds naissants chez les formes de jeunesse de *Carica papaya*, de Palmiers, de *Pandanus*, ainsi que chez les stades de jeunesse de la plupart des arbres à feuilles composées (Araliacées, Césalpinoïdées, Bignoniacées). On observe le même phénomène chez des Euphorbiacées et Annonacées, telles que *Phyllanthus* et *Drepananthus*, dont les ramifications phyllomorphiques conservent ce caractère ancestral au second degré; les ramifications et leurs feuilles simples ressemblent en effet à des feuilles composées.

L'inflorescence terminale des *Pandanus* et des Bignoniacées arborescentes, rend obligatoire la croissance sympodiale; ce mode de croissance apparaît comme primitif et se rencontre précisément là où l'inflorescence axillaire n'a pas été différenciée. De même l'Agave avec sa rosette massive, son inflorescence terminale et sa monocarpie apparaît comme un descendant immédiat de la forme-*Cycas* et semble plus primitif que les *Dracaena* arborescents ramifiés. Parmi les Palmiers, la série est continue depuis les Palmiers monocarpiques avec leurs énormes inflorescences terminales *(Corypha, Metroxylon)* et leurs immenses feuilles, jusqu'aux petits Palmiers très ramifiés *(Bactris, Geonoma, Pinanga)* avec leurs tiges grêles, leurs petites feuilles et leurs inflorescences latérales. On peut ainsi constater que la ramification de la tige n'a pas progressé parallèlement à celle de l'inflorescence; en effet les facteurs déterminants de la ramification n'ont pas été nécessairement liés au transfert de la fleur ou de l'inflorescence depuis sa position terminale jusqu'à une position latérale : ainsi aucune Monocotylédone ne peut réellement être comparée aux *Magnolia* ou aux *Nymphea* même si elle possède des fleurs axillaires massives et solitaires; il y a par contre des analogies beaucoup plus grandes entre certains arbres sympodiaux ou entre certaines rosettes non ramifiées à inflorescences terminales *(Agave, Lobelia)*.

La monocaulie et la monocarpie n'apparaissent donc pas comme des particularités nouvellement acquises par les plantes modernes, mais comme des reliques structurales, normales chez les premières Angiospermes. Inversement, l'arbre abondamment ramifié à rameaux grêles, à feuilles simples et à inflorescences hautement divisées portant une multitude de très petites fleurs, comme les Cupulifères, apparaît, s'il est

Source : MNHN, Paris

correctement interprété, comme étant un dérivé moderne. Par ailleurs, les apparentes bizarreries de la taille, de l'inflorescence et du sexe des fleurs de *Carica* représentent une phase de l'évolution de l'inflorescence axillaire que la plupart des autres Angiospermes ont déjà dépassée.

Note. — *Carica papaya* ne pourrait-il être induit à former une fleur terminale? Son bouton floral nu serait un excellent matériel d'expérimentation, et sa tige massive pourrait bien être induite à produire par régression, à son apex, une fleur de proto-angiosperme. Cette plante très répandue à port primitif, survit, à n'en pas douter, par ses aptitudes chimiques plutôt que par ses qualités structurales.

6. Leptocaulie

J'utilise ce terme pour désigner l'arbre moderne avec son axe primaire et ses branches relativement grêles, qui diffère diamétralement du *Cycas* pachycaule. L'accroissement de la ramification, l'évolution vers la feuille simple, et le développement des entre-nœuds sont des traits fondamentaux de l'arbre moderne. Le rameau grêle, à longs entre-nœuds s'étale ou s'élève avec un poids moindre; il réussit à dépasser rapidement en hauteur le vieux et maladroit pachycaule handicapé par ses branches massives et la lenteur de sa croissance; mais il favorise aussi l'extension géographique du leptocaule en lui fournissant de meilleurs moyens de résister à la sécheresse et au froid. En effet les petits bourgeons sont plus nombreux, s'édifient plus facilement et le remplacement des rameaux endommagés est mieux assuré. Le leptocaule ou arbre moderne, en vient ainsi à dominer par sa taille, sa rapidité de croissance et son extension, l'ancien pachycaule; c'est la raison pour laquelle il est l'élément essentiel des forêts modernes, alors que les Palmiers, les *Pandanus*, les *Carica* et autres plantes arborescentes du même type, ainsi que les *Cycas* et les Fougères arborescentes, sont relégués dans des stations d'importance secondaire, et à peu près toujours tropicales.

7. Cauliflorie

Lorsqu'un leptocaule de port très évolué conserve les fleurs et les fruits archaïques et massifs que postule la théorie du Durian, sa floraison et sa fructification doivent être assurées par des boutons dormants dans le vieux bois, car les grêles rameaux feuillés sont trop précoces. Ainsi s'explique la ramiflorie et la cauliflorie, selon le degré de ramification et la relative immaturité physiologique des branches et des ramilles. Par exemple dans les genres *Durio*, *Xylopia* et *Myristica*, qui ont des feuilles simples et des rameaux grêles disposés horizontalement mais aussi des fruits arillés massifs, la majorité des espèces sont ramillores ou cauliflores; de même, chez des arbres à feuilles pennées, à rameaux grêles et feuillage horizontal, tels que *Swartzia* (Légum.) ou *Lansium* (Méliac.) mais dont les fruits sont arillés et massifs, on trouve la ramiflorie ou la cauliflorie.

Le phénomène *tropical* de la cauliflorie reçoit donc une explication simple et naturelle, grâce à ces arbres qui ont différencié le rameau

Source : MNHN, Paris

moderne mais ont gardé l'aspect archaïque de leur fruit arillé. Ce fruit massif implique, cependant, une fleur ou une inflorescence massive, ou au moins une capacité physiologique qui dépend d'un état de maturité avancé des tissus; ceci est nécessaire pour que les organes reproducteurs puissent se développer; les fleurs ou les inflorescences massives, aussi bien que les exigences physiologiques peuvent demeurer et rendre alors obligatoire la cauliflorie même si le fruit arillé a évolué de son côté en drupe, baie ou akène indéhiscent. C'est ce qui s'est produit chez *Annona*, *Polyalthia* (Annonacées), *Averrhoa* (Oxalidacées), *Diospyros* (Ebénacées) ou *Theobroma*.

Le genre *Artocarpus* nous fournit un exemple instructif : *A. anisophylla* présente les plus grandes feuilles pennées et les rameaux les plus massifs du genre : ses gros fruits sont axillaires. *A. incisa* (l'Arbre-à-pain) présente des feuilles pennées et des rameaux presque aussi massifs, mais les fruits ont tendance à mûrir sur les parties défeuillées des rameaux *A. heterophylla*[1] (le Jacquier) enfin, a des rameaux grêles avec des feuilles simples tendant vers un arrangement horizontal d'un type plus moderne : or, il est cauliflore.

Averrhoa par contre, semble exceptionnel. *A. bilimbi* a des rameaux massifs et il est cauliflore, tandis que *A. carambola* a des rameaux grêles et ses fruits sont plus ou moins axillaires. En règle générale cependant, il n'est pas difficile de deviner a priori d'après les rameaux, les fleurs et les fruits, si un arbre est cauliflore.

8. Mégaspermie

Les arbres ramiflores et même parmi eux, ceux qui ont une structure moderne, ne peuvent s'échapper de la forêt humide, à cause de leur grosse graine qui exige une germination rapide. Pour la colonisation des tropiques plus secs et des régions tempérées, on doit s'attendre à une évolution vers des fruits résistants au froid et à la sécheresse (comme drupes et akènes), ou vers des petites graines à téguments durs, à embryon partiellement déshydraté, et à grand pouvoir de dormance. Suivant un tel critère, les arbres peuvent être classés en :

a) *Arbres mégaspermes.*

Ils sont tropicaux, avec de grosses graines et de gros fruits; ils ne présentent pas de dérivés herbacés. On peut en répartir les espèces dans les deux sous-groupes suivants :

1. Espèces ± mégaphylles avec des pousses plutôt massives et redressées, et typiquement, avec des feuilles composées.

2. Espèces cauliflores ou ramiflores ± microphylles avec des branches grêles disposées horizontalement, et typiquement, avec des feuilles simples.

1. = *A. integrifolia* L. var *heterophylla*. N. des T.

Source : MNHN, Paris

b) *Arbres microspermes.*

Ils sont tropicaux ou tempérés, généralement microphylles et typiquement leptocaules, avec ordinairement des feuilles simples; leurs fruits sont petits et leurs graines petites et résistantes; on leur connaît souvent des dérivés herbacés.

On trouve ces deux types d'arbres dans la forêt tropicale humide, apparemment en équilibre dynamique; mais les arbres microspermes prennent la première place à mesure que le climat devient difficile. (Dans les cas extrêmes on aboutit aux *Betula* et aux *Salix* des régions Arctiques, et, en montagne, aux Ericacées et aux Myrtacées à petites graines). L'arbre microsperme l'emporte par les avantages de sa leptocaulie tandis que l'arbre mégasperme à rameaux massifs se trouve favorisé au stade de la plantule, dans les strates inférieures de la forêt. De grosses graines, pleines de réserves nutritives, donnent de grandes plantules qui s'élèvent bien au-dessus de l'humus (jusqu'à 2 m chez *Dimorphandra* sp. du Surinam, et 3 m chez un *Entada* de Malaisie); des rameaux massifs avec des feuilles insérées en spirale peuvent au cours de leur croissance, profiter des rayons de lumière verticaux ou obliques qui réussissent à traverser la voûte de la forêt (Corner, 1946). Il est difficile pour de petites graines de se fixer et de prospérer sur le sol de la forêt, sauf dans des endroits tels que des remblais escarpés ou des éboulis, où la terre s'est trouvée, par chance, mise à nu. En forêt tropicale humide, le type idéal semble être un arbre intermédiaire avec des rameaux relativement grêles, de grosses graines et des touffes obliques de feuilles subspiralées; ou encore un arbre à port de *Terminalia* (voir Corner, 1940) tel qu'il apparaît dans la plupart des Diptérocarpacées, Sapotacées, Guttifères, Lauracées, Sterculiacées, Lécythidacées, Rutacées et Légumineuses. Cependant, la forêt tropicale renferme, apparemment, toutes les combinaisons possibles de caractères d'arbres; et tous ces caractères peuvent se présenter à des degrés indépendants d'évolution. On pourrait de ce fait envisager de subdiviser les arbres mégaspermes en de nombreuses catégories; mais cela demanderait nécessairement de la part des botanistes une étude sur le terrain. Les arbres modernes de la forêt tropicale humide présentent, par adaptation, tout un éventail de formes architecturales. Depuis *Cycas* et *Agathis*, ou *Carica* et *Corypha*, jusqu'aux Cupulifères, Composées et *Dracaena*, on trouve les formes arborescentes les plus diverses dans beaucoup de familles. Des familles d'arbres encore mal connues telles qu'Annonacées, Olacacées, Rubiacées et Euphorbiacées bénéficieraient grandement d'études détaillées.

Note. — Les chiffres suivants retenus après étude d'un grand nombre de cas, donneront une idee de la variation de la taille des graines. Les poids sont des moyennes calculées d'après des lots de 10, 20, 30 ou 50 graines fraiches de taille moyenne.

Source : MNHN, Paris

	Poids moyen d'une graine fraîche en grammes
Millelia atropurpurea (Papilion.)	60,00
Carapa guyanensis (Méliac.)	15,67
Hymenaea courbaril (Cæsalpin.)	5,575
Mucuna utilis (Papilion.)	0,891
Parkia javanica (Mimos.)	0,773
Delonix regia (Caesalpin.)	0,407
Cassia fistula (Cæsalpin.)	0,151
Phaseolus radiatus (Papilion.)	0,090
Hibiscus esculentus (Malvac.)	0,065
Cassia siamea (Cæsalp.)	0,0329
Cassia hirsuta (Cæsalp.)	0,0076

NOTE — *Quercus*, *Fagus*, *Corylus*, *Juglans*, *Aesculus*, *Evonymus* et *Taxus* entre autres, font figures d'exception en tant qu'arbres mégaspermes tempérés. Les quatre premiers, cependant, ont des akènes ou des noyaux résistants, résolvant ainsi le problème des graines et il semble qu'ils représentent un cas special de « microspermie » sous tous les rapports, sauf en ce qui concerne les caractères mégaspermes de la graine et l'absence de dérivés herbacés; or *Quercus*, lorsqu'il est étudié dans le sud-est asiatique, semble être un produit tropical. Les trois autres, cependant, sont visiblement de très inhabituels et intéressants exemples d'arbres qui sont devenus principalement « microspermes » et tempérés tout en conservant le vieux mécanisme de fructification (avec une arille chez *Evonymus* et *Taxus*) et le port arborescent; *Evonymus* est lui aussi un genre tropical; quant à *Aesculus*, il est étroitement apparenté aux Sapindacées tropicales.

9. ÉTAT HERBACÉ

Les graines et les fruits massifs des arbres mégaspermes ne peuvent se développer sur des pousses aussi juvéniles que celles des herbes; ainsi les Guttifères, Lécythidacées, Sapotacées et Cupulifères ne présentent pas de formes herbacées. En conséquence, le port herbacé a été incapable de se différencier avant que l'arbre ancestral tropical ait atteint le stade microsperme. Maintenant, il est communément établi que dans beaucoup de grands genres, comme *Hibiscus*, *Cassia*, *Mimosa*, *Solanum*, *Veronica*, *Vernonia* ou *Dracaena*, il y a toutes les transitions depuis l'arbre jusqu'à l'herbe. Mais, tous ces cas se rapportent à des arbres plus ou moins microspermes. Quand on regarde les arbres mégaspermes, il n'y a à peu près aucun genre (sauf *Cassia*) et seulement très peu de familles, dans lesquelles des formes de transition apparaissent (Légumineuses, Rosacées, Sterculiacées, Apocynacées, Euphorbiacées et Graminées par exemple). Il y a effectivement des différences importantes entre l'arbre mégasperme typique et l'herbe. La grande lacune qui les sépare est comblée par l'arbre tropical microsperme. Le passage de l'arbre tropical jusqu'à l'herbe se ramène, en fait, à la réalisation du fruit microsperme. C'est là un processus long, délicat, et sans précédent dont la botanique n'a pas encore réellement pris conscience (cf. Guttifères-Hypéricacées, Chrysobalanoïdées-Rosoïdées, Moracées-Urticacées, Bombacacées-Malvacées, Bignoniacées-Scrofulariacées, Bambusacées-Graminées). Il est clair que ni les types herbacés comme les Ranales et les Hélobiées, ni les arbres micro-

Source : MNHN, Paris

spermes comme *Casuarina* et *Populus*, ne peuvent être considérés comme primitifs; et les Cupulifères microspermes, ainsi que *Salix* et *Populus*, bien que curieusement dépourvus de parents vraiment herbacés, apparaissent comme fondamentalement différents des mégaspermes *Juglans*, *Quercus* et *Fagus*. Aussi, des familles mégaspermes telles que les Annonacées, Myristicacées, Burséracées, Sapotacées et Palmiers, sans alliés herbacés, seraient à étudier du point de vue de la maturité physiologique pour être comprises de façon satisfaisante. Il est clair en effet qu'une étude physiologique de la floraison et la fructification des arbres tropicaux doit être entreprise; cette recherche devra notamment comprendre les greffes de boutons en vue d'obtenir une fructification précoce; c'est une matière d'importance pratique (la bibliographie tropicale concernant l'agriculture et l'horticulture pourrait révéler quelques informations déjà publiées sur ce sujet). Peut-être cette recherche démontrerait-elle que le rameau leptocaule, nécessaire au fruit microsperme, est essentiellement un organe juvénile qui se développe sur des réserves accumulées antérieurement, et qui de ce fait, est l'homologue d'une germination; on peut en déduire qu'une plante herbacée n'est pas beaucoup plus qu'une plantule prématurément apte à la reprodution.

10. Conclusion

Les ancêtres des plantes à fleurs modernes doivent avoir été des arbres tropicaux de hauteur faible ou moyenne, à branches rares et sympodiales, à bois tendre, à rameaux massifs portant des feuilles composées insérées en spirales, sans entre-nœuds distincts; ces arbres devaient se reproduire par de grosses graines arillées, nées de follicules rouges massifs, succédant à des fleurs ou inflorescences terminales. Les plus archaïques parmi ces ancêtres semblent avoir été monocarpiques et monocaules, avec le port d'une *Cycadale*.

De telles plantes n'existent plus actuellement mais beaucoup ont conservé des traces de ces structures ancestrales. La forme primitive me paraît se manifester encore dans le port des *Palmiers*, des *Pandanus*, des *Senecio*, des Lobéliacées et des Euphorbes arborescentes, des Pivoines arborescentes, des arbres bouteilles *(Adansonia, Brachychiton)*, des Cactées, *Carica*, Araliacées, etc... Même les choux de Bruxelles doivent leur apparence curieuse à leur forme primitive. En fait, presque tous les arbres bizarres sont bizarres parce que leur forme est primitive et actuellement inhabituelle. Comme corollaire, le parenchyme ligneux apparaît, non pas comme une caractéristique moderne, ainsi que le maintiennent beaucoup d'anatomistes du bois, mais comme une caractéristique primitive, vestige du port des premières Angiospermes (cf. *Cecropia*, *Macaranga*, *Carica*, etc...).

Source : MNHN, Paris

EFFET SUR LES ANIMAUX

Dans les forêts tropicales modernes 50 % environ, des arbres et des lianes ligneuses ont des fruits comestibles. Sur ce nombre environ 90 % ont des baies et des drupes et 10 % seulement ont des graines arillées ou des téguments séminaux charnus. Mais ces 10 % sont certainement les plus nutritifs, car l'arille ou le tégument charnu sont riches en huiles, caroténoïdes, et autres substances complexes.

Dans les forêts ancestrales, composées d'Angiospermes primitives conformes à la théorie du Durian tous les arbres doivent avoir ployé sous le faix de leurs fruits rouges à graines noires arillées suspendus comme des lanternes et contrastant vivement avec le feuillage vert; il doit y avoir eu en outre dans les arbres, de beaucoup plus grandes quantités de matières alimentaires destinées aux animaux.

Imaginons des forêts anachroniques constituées entièrement de Durians alors qu'il n'y en a pas actuellement 1 % dans nos forêts de Malaisie. Imaginons des forêts remplies de châtaignes rouges et de graines pulpeuses; on comprend alors l'effet de la modernisation des arbres sur les herbivores de la forêt. Dans les forêts originelles, il y avait de multiples raisons pour grimper, sauter et voler parmi les grosses branches basses à la recherche des fruits; dans ces conditions l'origine sensiblement simultanée, des plantes à fleurs, des oiseaux et des mammifères, ne semble pas extraordinaire. Mais les arbres microspermes évoluèrent, grandirent et rendirent les forêts plus complexes; du même coup il y eut moins à manger, en quantité et en qualité.

Les singes modernes, si diversifiés, sont seulement des reliques, ainsi que l'ont prouvé les restes fossiles de ceux qui festoyaient dans les premières forêts. Les mammouths finirent par s'éteindre, ce n'est pas étonnant, avec des herbes au lieu de Durians pour se nourrir; et les éléphants s'approchent aussi du moment de leur disparition dans les vergers déclinants du monde moderne. Les perroquets et les écureuils, par contre, ont les moyens de s'en tirer avec les akènes et les graines modernes. Les paresseux peuvent rester pendus grâce aux feuilles; les singes deviennent omnivores; quant aux oiseaux frugivores et aux roussettes, leur survivance est due aux arilles et aux dérivés pulpeux persistants. Ces arilles, si riches chimiquement, peuvent avoir été un important facteur de diversification spécifique; et l'effet contraire peut être reconnu dans la pauvreté et l'uniformité des animaux frugivores au milieu des vastes forêts de chênes, hêtres, pins, et noisetiers des pays tempérés nordiques.

Note. — Cet accroissement de hauteur de la forêt par l'arbre moderne a donné l'environnement des primates. Le développement du port microsperme a donné l'environnement optimum des herbivores, qui a fait redescendre le primate jusqu'au sol.

Source : MNHN, Paris

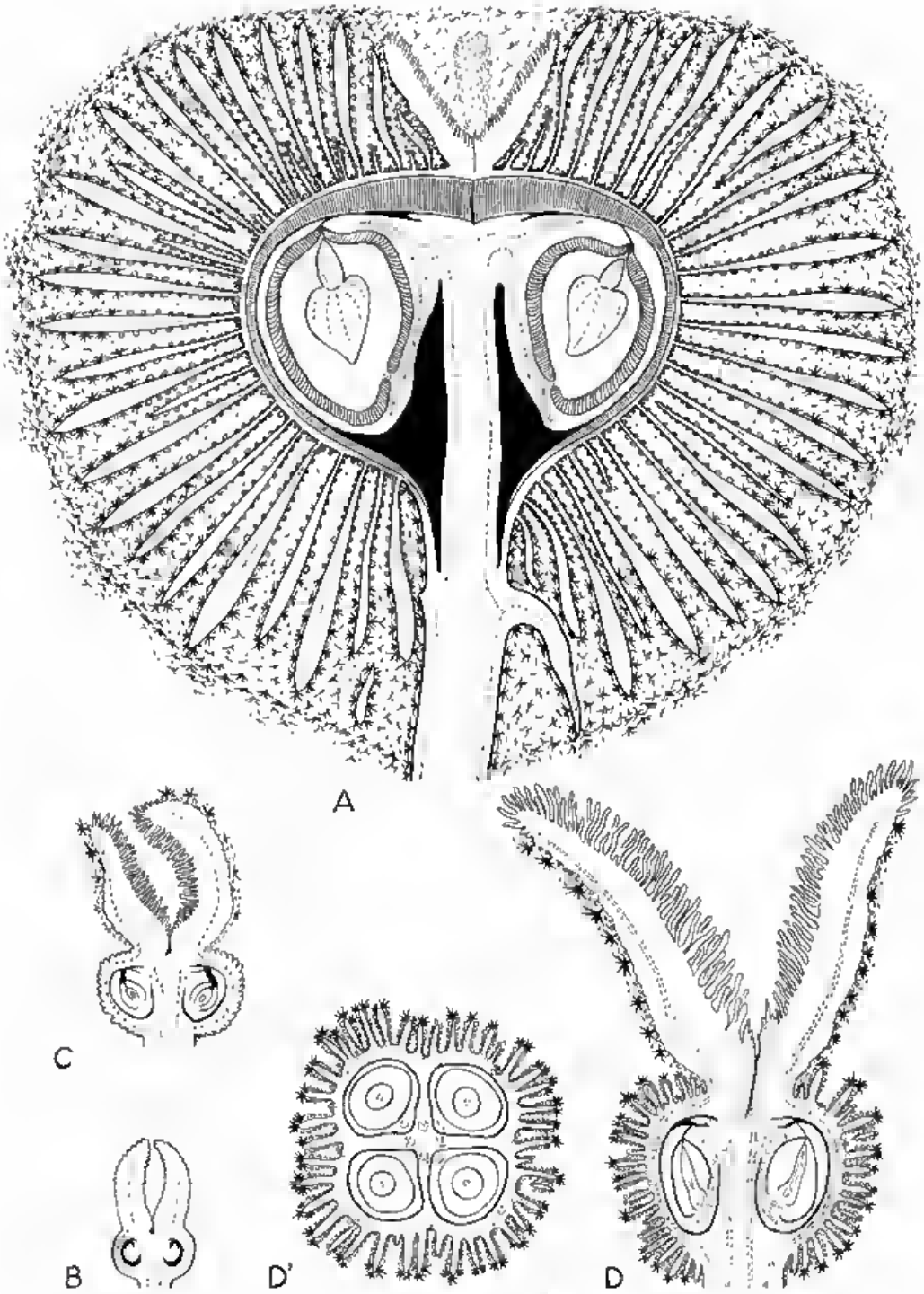


Fig. 14. — *Mallotus barbatus* (Euphorb.) : **A**, complexité du fruit mûr avant la déhiscence; on voit les poils stellés urticants et raides, les épines et les graines à tégument externe (sarcotesta) pulpeux, la dure palissade protectrice du tégument interne et l'arille rudimentaire du côté micropylaire du funicule (× 6); **B** à **D**, développement de la fleur : on voit l'apparition précoce des épines de l'ovaire sous les poils stellés, le développement basipète des styles et de l'ovaire, et en grisé, le tissu conducteur oléagineux des stigmates conduisant au rebord arillaire dominant le micropyle (cf. **D**, fleur mûre) × 14.

Source : MNHN, Paris

EFFETS DES ANIMAUX SUR LES FRUITS

1. Protection des fruits

L'exploitation intensive conduit les animaux à la consommation de fruits immatures et à un gaspillage de graines. Actuellement les arbres tropicaux souffrent plus des attaques des écureuils, des chauve-souris frugivores, des ours à miel et des singes qui mangent les fruits immatures, que des insectes foreurs ou des maladies. On peut être certain que depuis le premier stade évolutif des plantes à fleurs, le fruit immature doit avoir bénéficié d'une protection. Pour cela, il y a trois modes principaux.

a) *Dissimulation optique.*

C'est le camouflage par une couleur verte au milieu du feuillage; en d'autres termes le mécanisme de reproduction de la plante à fleurs comporte deux stades d'attraction. L'un favorise la pollinisation et l'autre, la dispersion des graines; entre les deux, s'étend un stade de développement discret. Cependant bien que les premiers vertébrés arboricoles aient pu avoir la vue courte, de gros fruits ne peuvent passer inaperçus et d'autres moyens ont dû intervenir.

b) *Protection mécanique.*

La protection mécanique peut être assurée par un péricarpe ligneux (ce mode de protection ne peut devenir effectif qu'après la période de croissance du fruit), par des sépales persistants, par un revêtement dense de poils, et tout particulièrement, par une armure d'épines; celle-ci peut devenir efficace par le durcissement du sommet des épines dès que le fruit commence à être d'une taille appréciable.

c) *Protection chimique.*

Il y a la méthode chimique de répulsion par acidité, astringence ou par le poison. De nos jours la toxicité des fruits est nettement la méthode de protection la plus efficace, comme la plus universelle; en effet, s'ils n'étaient pas aussi bien protégés, la plupart des fruits modernes n'auraient pu survivre dans les forêts tropicales.

2. Armure

Nombre de faits évidents amènent à penser que l'armure d'épines a été un facteur important et primitif. Si l'arille est comparativement rare chez les plantes à fleurs modernes, il en est de même pour les fruits à épines; et l'association des épines et de l'arille est si parfaite qu'elle permet de considérer l'armure du Durian comme aussi caractéristique que son arille. Lorsqu'on trouve des fruits à épines, on peut s'attendre à trouver des arilles dans le même genre ou dans des genres voisins, et vice versa. On pourrait citer des exemples dans les genres suivants :

Source : MNHN, Paris

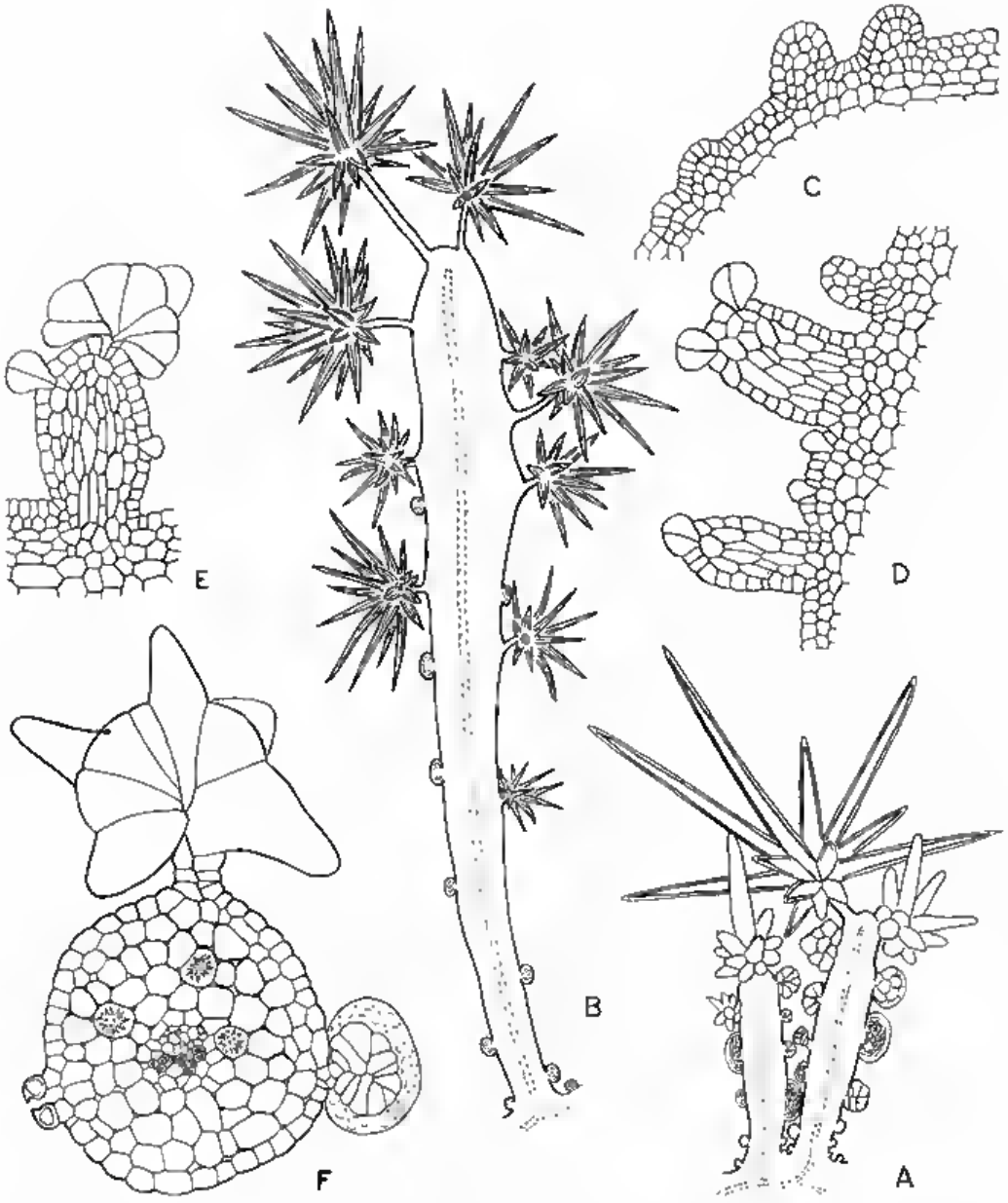


Fig. 15. — *Mallotus barbatus* (Euphorb.) : **A**, épines de l'ovaire (× 40) et **B**, épines du fruit (× 25); on voit les poils stellés de l'apex et de la partie supérieure de l'épine ainsi que les poils glandulaires de la partie inférieure (développement basipète après la fécondation); **C** à **E**, stades du développement des épines de l'ovaire avec, à l'apex, l'apparition des poils stellés (× 225); **F**, coupe transversale d'une épine de jeune fruit avec un jeune poil stellé, un poil glandulaire, un stomate et le faisceau vasculaire central (× 225).

Source : MNHN, Paris

Victoria (Nymphéacées), *Rheedia* (Guttifères), *Sloanea* spp. Tiliacées, et autres genres non arillés), *Cnestis* (Connaracées), *Nephelium*, *Xerospermum*, *Paullinia* (sect. *Castanella*), *Schleichera* et *Lepisanthes* (Sapindacées, avec le *Paranephelium* de Malaisie, non arillé et ressemblant à un petit Durian); *Aglaia* avec des épines rudimentaires (Méliacées, avec *Flindersia* dont les fruits muriculés et les graines ailées font transition entre le type Durian et *Swietenia*); *Sindora* (Légumineuses); *Carpotroche*, *Mayna* (Flacourtiacées); *Rinorea*, *Alsodeia* (Violacées, sans arille); *Momordica*, *Cucumis*, *Sechium* et *Echinocystis* (Cucurbitacées, avec des graines pseudo-arillées); *Tabernaemontana* spp. (Apocyn.); *Ricinus*, *Mallotus* (Euphorbiacées); *Geanthus*, *Amomum*, *Globba* (Zingib.), *Canna*.

La présence d'épines sur les fruits d'*Allamanda* (Apocynacées), *Datura*, quelques Bignoniacées, *Melastoma*, *Galium*, *Ranunculus*, et *Dichaea* (Orchid.) est donc suggestive en tant que reliques, exactement comme chez *Bixa*, qui a une arille rudimentaire et un tégument séminal charnu.

L'absence d'épines chez les Dilleniacées et le développement, à leur place, de sépales persistants, suggère que cette famille pourrait avoir eu, depuis un stade très précoce un mécanisme différent assurant la protection du fruit arillé.

Actuellement, autant que j'ai pu l'observer, les épines des fruits sont des excroissances définies se développant immédiatement sous les premiers et les plus larges poils peltés de l'ovaire (les poils glandulaires étant des modifications juvéniles des poils peltés). Les écailles peltées sont caractéristiques des Ptéridophytes, et ainsi, la présence d'épines est liée à un caractère archaïque supplémentaire. La présence d'épines, en effet, caractérise les pétioles de nombreuses fougères arborescentes *(Cyathea)*. Les écailles imbriquées, tournées vers le bas des fruits des Palmiers-Lépidocarpoïdées, se développent à partir des écailles peltées du jeune ovaire et se présentent comme l'armure d'une drupe moderne issue par adaptation de la capsule arillée épineuse des proto-Palmacées.

La même interprétation peut être donnée, des épines de l'*Annona muricata* et de *Rollinia* (Annonacées) qui apparaissent au sommet des carpelles. Dans le cas d'*Artocarpus*, la fonction de l'arille est transférée à la paroi ovarienne et celle des épines aux périanthes des fleurs minuscules, développant ainsi un simulacre de Durian à partir d'une inflorescence. *Pandanus* est comparable. Dans le cas de *Castanea*, la fonction protectrice a été transférée aux bractées épineuses, et les châtaignes apparaissent comme des marrons d'Inde au second degré, à partir d'inflorescences au lieu de fleurs isolées.

Il est certain qu'*Artocarpus* et *Castanea*, lorsqu'ils seront correctement interprétés, seront considérés comme les genres-clés de l'évolution des Moracées-Urticacées d'une part, et des Cupulifères d'autre part, comme le *Durio* est le genre-clé des Bombacacées-Malvacées.

Par sa capsule arillée épineuse, ses grosses graines, et ses écailles peltées, le *Durio* apparaît à l'heure actuelle comme le plus typique survivant des fruits d'Angiospermes primitifs. Et pourtant le *Durio* est

Source : MNHN, Paris

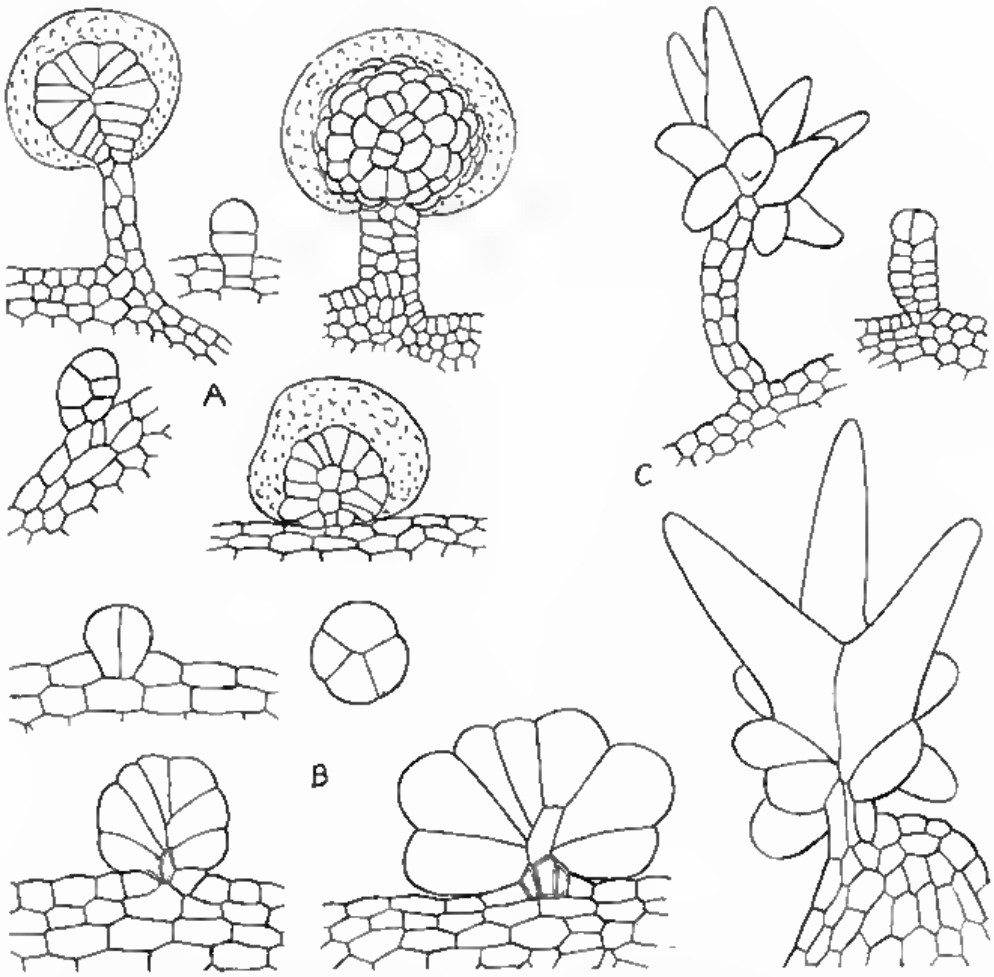


Fig. 16. — *Mallotus barbatus* (Euphorb.) : développement des poils glandulaires et des poils stellés des épines de l'ovaire; on voit comment par simplification, tout type de poil peut dériver des stades initiaux qui comportent un cloisonnement longitudinal et un accroissement des cellules épidermiques; **A**, poils glandulaires sessiles ou pédonculés (× 225); **B**, jeunes poils stellés sessiles ou subsessiles (× 400); **C**, jeunes poils stellés pédonculés (× 225).

moderne, par son port arborescent à rameaux grêles et à feuilles simples; cette dualité est la conséquence de sa ramiflorie. D'un autre côté le vulgaire marron d'Inde *(Aesculus)* apparaît comme le meilleur imitateur tempéré des proto-Angiospermes tropicales. Ses capsules massives épineuses à graines volumineuses mais non arillées se présentent en grappes terminales sur des pousses massives à feuilles composées; la grosseur des pousses (bien connue dans les classes de botanique à cause du gros bourgeon) s'oppose ici à la ramiflorie. *Aesculus* est un genre clé des Sapindacées-Acéracées, et montre les possibilités géographiques maximales des Angiospermes primitives.

C'est pourquoi, aux attributs de l'Angiosperme primitive doivent être ajoutés les écailles peltées et les fruits épineux; ces deux caractères

Source : MNHN, Paris

ouvrent de nouvelles perspectives de recherches parmi les familles de plantes à fleurs modernes. Ainsi par exemple les poils étoilés peuvent être considérés comme des reliques d'écailles peltées (chez *Solanum*, on distingue d'une part les espèces modernes, grêles, glabres ou à poils simples comme *S. dulcamara*, *S. nigrum*, et *S. parasiticum*, d'autre part les espèces massives à port de Papayer comme *S. quitoense* et *S. grandiflorum* qui présentent un revêtement dense de poils étoilés). Les hydathodes des Broméliacées se rapportent à ces mêmes problèmes.

3. Graines suspendues

Seuls les petits fruits du *Durio griffithii* montrent les graines arillées suspendues qui sont si remarquables chez *Sloanea*, les Méliacées et les Légumineuses, ou chez *Sterculia*, *Gloriosa* et *Erythrina* qui ont perdu l'arille. Cependant, le fait d'être suspendue est un caractère de la graine arillée ou pseudo-arillée, ainsi que le montrent les quatre exemples suivants.

1. *Magnoliaceae* : il n'y a pas d'arille, le tégument séminal rose ou rouge étant charnu; et il n'y a pratiquement pas de funicule (comme chez les Annonacées), mais les graines pendent au bout de filaments grêles; qui sont les spirales déroulées des vaisseaux du protoxylème du raphé (fig. 17 F).

2. *Xylopia fusca* (Annonacées) : la graine gris-bleu a un tégument charnu mais pas d'arille; elle pend au bout d'un pédoncule qui est le faisceau vasculaire du placenta après que le friable endocarpe rose s'en soit détaché lors de la déhiscence du fruit (fig. 17 G).

3. *Guioa* (Sapindacées) : les graines sont arillées mais sessiles : quand le fruit s'ouvre, elles se détachent et restent suspendues au bout d'un long filament qui, dépendant morphologiquement de l'arille, se déploie près du micropyle (fig. 18).

4. *Gyrinopsis* (Thyméléacées) : les graines présentent un très étonnant arille couvert de fourrure brune (il ne m'a pas été possible d'en étudier les caractères morphologiques) et, lorsque par dessiccation s'ouvre la capsule, les 1-2 graines qu'elle contient tombent sur des filaments grêles qui se détachent du septum, et elles restent suspendues comme des araignées (fig. 19).

On peut considérer aussi que les graines, plus ou moins arillées, suspendues à des funicules de 1-4 cm de long, sont caractéristiques de l'immense genre *Acacia* (fig. 17 E) et que les grandes graines plus ou moins arillées de l'important genre *Swartzia* (Lég.) se comportent de la même manière (avec parfois même des funicules encore plus longs). Il est clair, d'après tous ces exemples variés, que les graines comestibles pendantes doivent avoir une signification biologique. Comme le mouvement permet une vision sans erreur, il semble que ce mécanisme attire l'œil des oiseaux qui viennent picorer la pulpe. Il est possible que, dans la forêt sèche d'Australie, l'arille cireux des petites graines d'*Acacia* fournisse un consi-

Source : MNHN, Paris

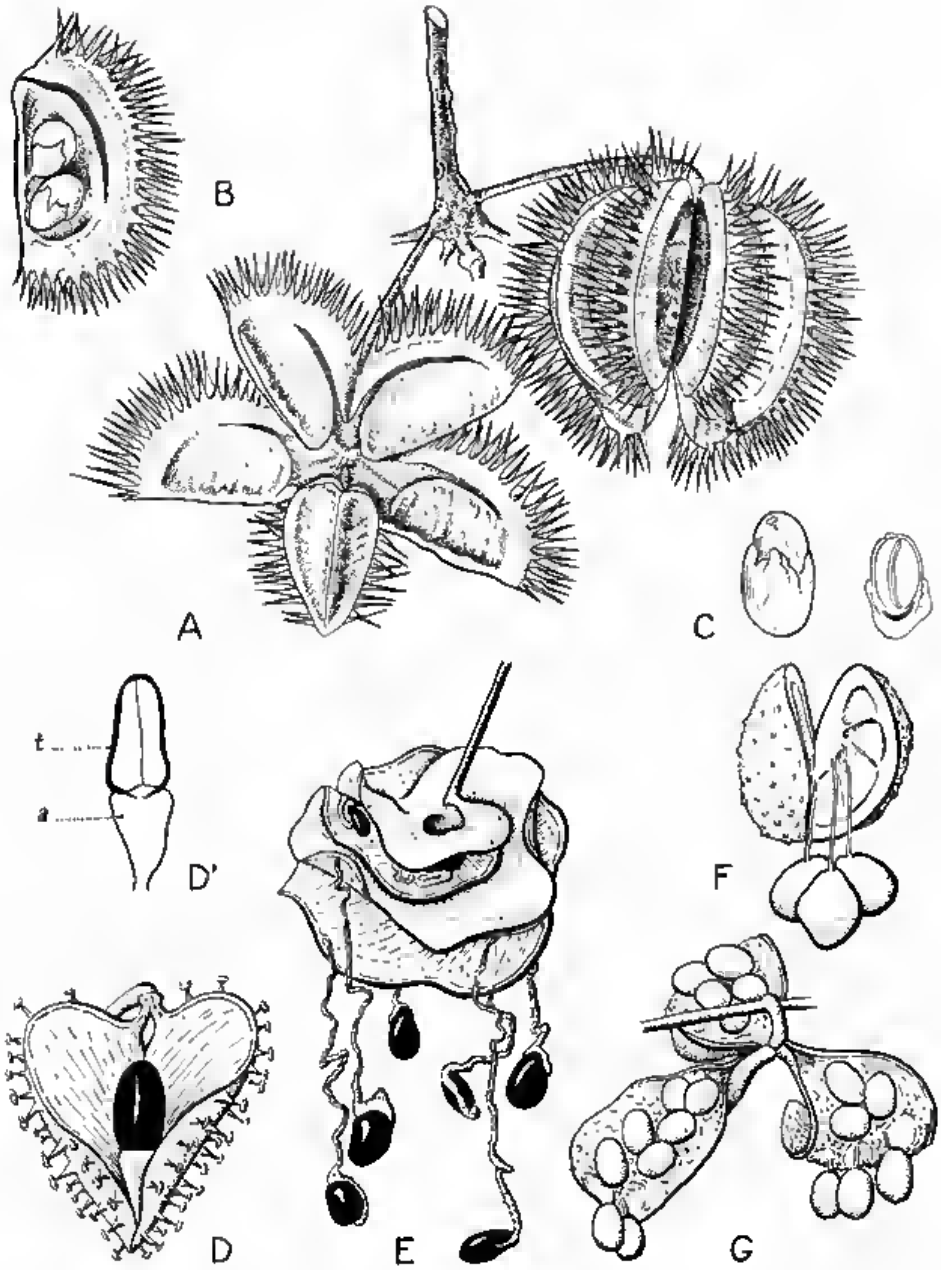


Fig. 17. — **A** à **C**, *Sloanea hongkongensis* (Elaeocarp.) fruit épineux et graines arillées (d'après Hook. Ic. 7 : 2628, 1900) × ½. — **D** et **D'**, *Sindora* sp. (Caesalp.), gousse monosperme à épines résinifères, testa noire (*t*) et arillode rouge (*a*) × ½. — **E**, *Acacia auriculaeformis*, gousse déhiscente spiralée, brunâtre avec ses graines noires suspendues au bout de leur funicule jaune cireux, × 1. — **F**, *Michelia champaca* (Magnol.) à graines roses (sarcotesta) et **G**, *Xylopia fusca* (Annon.) avec ses graines bleuâtres (sarcotesta), tous deux dépourvus d'arille mais munis de pseudofunicules, × ½.

Source : MNHN, Paris

dérable apport de nourriture, et même de boisson, aux oiseaux auxquels elles peuvent apparaître comme des araignées ou des chenilles sur des fils. Certainement, une graine pendante, picorée et détachée, a plus de chances de survie qu'une graine de Durian qui peut être écrasée avant d'être avalée, bien que cette dernière, si elle traverse sans dommage l'appareil digestif, puisse profiter à la germination d'un favorable supplément de fumier.

Ainsi, autre caractéristique des plantes à fleurs, la longueur du funicule prend de l'importance. Pourquoi les graines auraient-elles des funicules? Pourquoi les Acanthacées ont-elles des funicules spécialement modifiés? La seule réponse ou hypothèse qui puisse être avancée est qu'elles possèdent ces caractères par atavisme à partir du fruit primitif arillé; ainsi ces funicules persistent, à titre de reliques dépourvues d'utilité, dans les gousses indéhiscentes de *Parkia* (fig. 11 C) et de *Cassia*. En fait, le problème est plutôt de savoir comment les graines parviennent à se détacher de leurs funicules [1].

4. La couleur

On ne peut imaginer de contraste plus violent que celui d'un fruit rouge montrant ses graines pendantes noires et ses arilles écarlates sur un fond de feuillage vert. La couleur très sombre de la graine fait ressortir l'arille. Des variantes en fruits jaunes et arilles jaunes ne semblent pas faire varier le résultat. Mais cette constatation soulève la question de la fascination des animaux par les couleurs. Par expérience personnelle, j'ai constaté que le rouge est tellement attrayant pour le singe-du-cocotier *(Macaca nemestrina)* que, même s'il est trop malade pour se lever, pour manger, ou pour avaler, il sursaute de joie à la vue d'un fruit rouge. Je considère que ce n'est pas une coïncidence si les colibris sont rouges, si les perroquets sont rouges, si les noix de muscade ont un macis ou une pulpe rouge, si le fruit des Angiospermes primitives paraît avoir été rouge, si les sauvages peignent leur figure, les singes leur postérieur et les femmes leurs ongles en rouge, si les arbres de Noël sont décorés avec des baies de houx et des pétards rouges, si les drapeaux sont rouges, et si les signaux lumineux sont rouges. Pincher a noté ceci en 1947 : « dans l'ensemble il semble que les poissons osseux soient plus attirés par l'extrémité rouge que par l'extrémité violette du spectre. Ceci est en accord avec le témoignage des pêcheurs, qui trouvent les appâts rouges très efficaces ». Qu'est donc le rouge pour attirer et réjouir ainsi l'être vivant?

5. L'odeur

Le dernier caractère du Durian est son odeur. Une odeur encore plus forte est celle du Jaequier *(Artocarpus integrifolia)* qui a pour fruits

1. Cf. A. Pitot, Isolement et chute de la graine à maturité chez les Légumineuses. Montpellier : 1-327, 170 fig. (1936). — N. d. T.

Source : MNHN, Paris

des Durians modifiés, et celle du Horse-Mango *(Mangifera foetida)*. Duke décrit une odeur semblable por une espèce de *Swartzia* (Légumin.) du Brésil, dont les gousses sont mangées par les tapirs et les porcs, de même que les Durians en Malaisie. Il y a certainement plus à apprendre sur la signification de ce facteur en tant qu'ultime stimulateur de l'appétit qu'en ce qui concerne la protection chimique du fruit immature. Il a pu

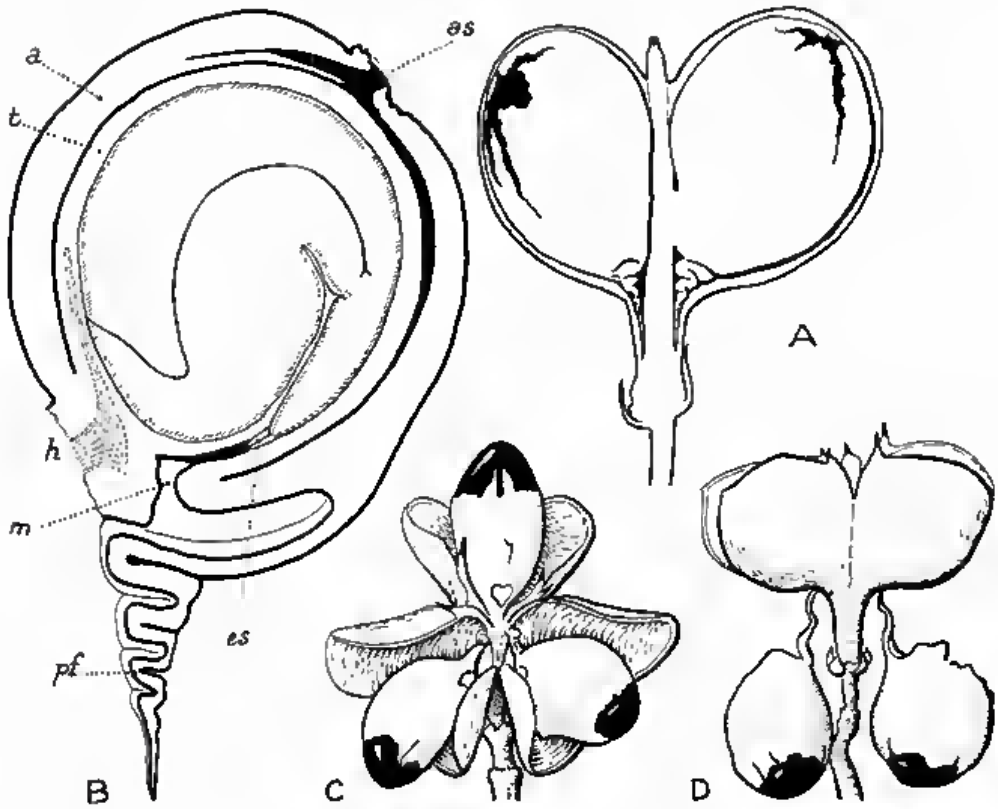


Fig. 18. — *Guioa pubescens* (Sapind.) : **A**, coupe longitudinale du fruit avant la déhiscence, × 3; **B**, coupe de la graine en place, × 7; **C** et **D**, deux stades de la déhiscence, × 2. — *a*, arille (jaune); *as*, arilostome; *es*, endostome du tégument interne; *h*, hile; *m*, micropyle; *pf*, pseudofunicule; *t*, testa (noire).

y avoir beaucoup plus d'odeurs pour attirer les premiers éléphants, les premiers tapirs et les bêtes à vue courte; et il semblerait que ces odeurs ne soient pas étrangères à la sélection et à la survie du Durian.

RÉCAPITULATION

Comme chacun des paragraphes précédents pourrait fournir la matière de tout un livre, je récapitulerai pour plus de clarté; je suivrai l'ordre dans lequel l'évolution me paraît s'être généralement déroulée; les principales étapes du développement de l'arbre moderne seront montrées, et nous garderons présent à l'esprit que ce sont les fruits et les graines

Source : MNHN, Paris

comme mécanismes de dispersion, qui sont les organes reproducteurs les plus significatifs des plantes à fleurs.

A. STADE PACHYCAULE

Tige massive, riche en sève, à bois tendre, peu ou pas ramifiée, avec un développement des entre-nœuds faible ou nul; mégaphyllie, mégaspermie.

1. *Phase monocaule ou cycadoïde.*

Arbres monocarpiques bas, vigoureux, à tige unique, à entre-nœuds nuls, à écailles peltées; feuilles composées multipennées, avec probablement un rachis épineux (fleurs géantes primitivement terminales, présentant sur un axe non contracté des étamines pennées et de larges carpelles revêtus d'écailles peltées; fruit en un faisceau de larges follicules épineux atteignant peut-être 0,5-1 m de long, rouge à maturité et montrant après déhiscence de nombreuses et volumineuses graines noires longues peut-être de 2 cm, couvertes d'un arille rouge et pendant au bout de leur funicule persistant.

Cette phase est en grande partie hypothétique. Elle peut avoir été vraiment monocaule et monocarpique, ou encore sympodique, polycarpique et pseudomonocaule comme le *Cycas* lui-même; la ressemblance avec les fougères arborescentes incite cependant à considérer comme fondamentale l'absence de ramifications. Cette forme arborescente, cette phase, persiste non seulement chez les Cycadacées, mais encore, avec quelques modifications dans le développement des entre-nœuds, chez les Palmiers et les jeunes pieds de beaucoup d'arbres-dicotylédones à feuilles composées (*Carica*, *Cecropia*, *Schizolobium*, *Bombax*, *Aralia*, etc...); les stades juvéniles récapitulent, en fait, cette phase ancestrale de l'histoire de l'évolution des arbres modernes. Le passage de la feuille composée à la feuille simple se rencontre chez de nombreuses formes jeunes d'arbres modernes; autre exemple instructif, l'*Agave* monocarpique qui est microsperme et montre que la plante en rosette massive à entre-nœuds nuls, peut dériver directement de la forme arborescente Cycadoïde. Au moins, l'*Agave* montre la nécessité d'examiner à nouveau toutes les formes de croissance des Monocotylédones tropicales et subtropicales.

Le carpelle épineux primitif est manifestement l'équivalent de la mégasporophylle pennée, réduite à une écaille de bourgeon ou à un phyllode basipète; c'est de ce fait l'homologue des pétioles épineux des *Cyathea* et *Cycas*. Mais, dans l'évolution de l'Angiosperme, le plein développement de la mégasporophylle ou du carpelle est postérieur à la fécondation. Et pourtant, le développement précoce, basipète ou phyllodique, continue non seulement à caractériser les feuilles des Monocotylédones, mais encore les fleurs en général; ce mécanisme conduit éventuellement aux cycles floraux gamophylles et à l'ovaire infère. Le cas extrême de réduction s'observe chez *Welwitschia*.

Source : MNHN, Paris

2. *Phase monocotylédone.*

Tôt ou tard les plantes à rejets de souche doivent avoir apparu dans la phase Cycadoïde par suite d'un excès de photosynthèse; chez les arbres monocarpiques, c'est spécialement le cas de ceux qui ne présentent pas d'épaississement secondaire. Ainsi, chez les Palmiers, les Graminées et les Musacées, des formes arborescentes en touffes sont apparues *(Metroxylon, Bambusa, Ravenala, Musa);* combinées avec la microspermie et l'accroissement des entre-nœuds, ces formes ont produit les caractéristiques herbacées-monocotylédones en touffes, les herbes des prairies et des marécages, ainsi que les Zingibéracées et les Marantacées; chez ces dernières le rhizome naît du développement secondaire d'un rejet de souche. De telles formes herbacées ne sont pas apparues chez les Dicotylédones; les Dicotylédones herbacées dérivent en effet de formes arbores-

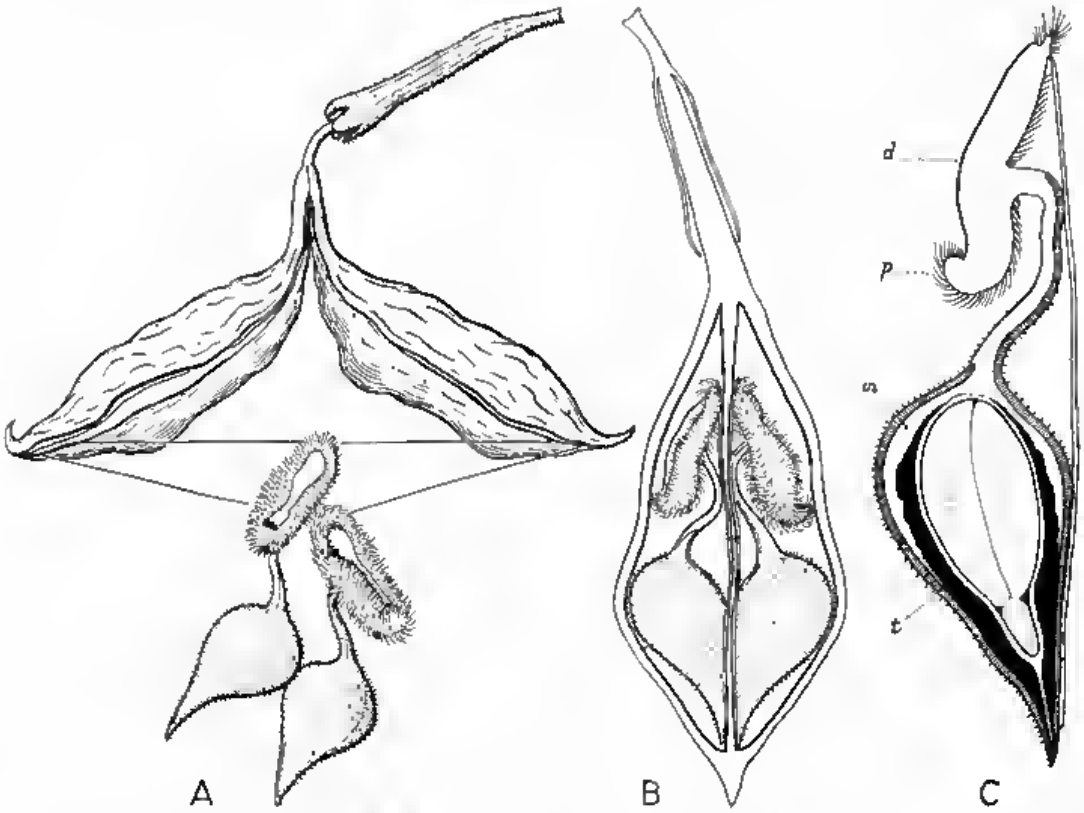


Fig. 19. — *Gyrinopsis* aff. *cumingiana* (Thymel.) (Corner n° 29195, Singapore Field) : **A**, capsule bivalve sèche, brunâtre, après déhiscence; chaque loge produit une graine à arille (?) vêtu d'une fourrure brune; les deux graines sont suspendues par les pseudofunicules, × 1,5; **B**, capsule pleine × 1,5 et **C**, graine mûre × 3, en coupes; la graine noirâtre pubérulente et bombée porte au bout d'un col sinueux, un appendice brun et poilu orné d'un disque blanc (*d*). Les pseudofunicules unissent l'appendice au corps de la graine, ce sont des fibres que la déhiscence détache du pli central de la cloison de la capsule. Noter que l'embryon est suspendu au milieu d'un coussin protecteur d'air (en noir). — *p*, poils de l'appendice; *in*, résidu de la couche interne de la testa; *t*, testa protectrice (noirâtre).

Source : MNHN, Paris

centes à épaississement secondaires; ce processus évite la formation de rejets et les formes de jeunesse de telles plantes ne passent pas comme chez l'Agave par un stade de rosette dépourvu d'entre-nœuds.

On se trompe généralement en considérant le genre *Ravenala* comme composé de deux espèces, *R. guyanensis* et *R. madagascariensis*, avec une distribution évidemment très discontinue. Actuellement, ces deux plantes sont considérées comme génériquement distinctes. *R. madagascariensis* a les inflorescences latérales, les fleurs, les graines et le pollen semblable à ceux des *Strelitzia* sud-africains; tandis que *R. guyanensis* présente des différences qui le rattachent au genre sud-américain *Heliconia*. Ainsi, géographiquement, les deux groupes naturels sont cohérents et, phylétiquement, ils montrent chacun les caractères anciens et relictuels de ces formes arborescentes.,

3. *Phase Papayer ou caricoïde.*

Elle ressemble à la phase cycadoïde mais avec des débuts d'entre-nœuds et des ramifications éparses sur une tige moins massive; chez les Dicotylédones, il y a absence de rejets par suite de l'élongation des stades de jeunesse, et du fait de l'épaississement secondaire de la tige.

Les *Pandanus*, aussi bien que le *Carica* sont typiques de cette phase; on peut leur adjoindre *Hyphaene*, les Cactacées et peut être aussi les Nymphacacées (dérivés aquatiques sub-herbacés). Mais, malgré leur tronc plus ou moins massif ou encore leur bois plus ou moins dur, on peut rattacher à la même phase arborescente un grand nombre d'arbres tropicaux dispersés parmi des familles variées : Simaroubacées *(Eurycoma)*, Campanulacées; Solanacées, Composées, Bignoniacées *(Oroxylon, Pajanelia)*, Araliacées, etc... Il est impossible de tracer une limite précise entre ce stade et les deux suivants (cf. *Artocarpus*, *Cecropia*, *Macaranga)*, mais il est intéressant d'observer qu'ils ont pu, eux aussi, donner naissance à des dérivés herbacés par acquisition de la microspermie avant que la vraie forme arborescente moderne n'ait été atteinte. *Cecropia* et *Macaranga*, avec leur taille médiocre, sont principalement limités aux forêts tropicales dégradées rendant ainsi évident le rôle de l'écologie dans l'évolution de cette forme d'arbre.

Dans cette phase, la variation principale semble porter sur la position de l'inflorescence, qui peut être terminale (Bignoniacées, *Pandanus*), ou latérale (*Carica*, *Nymphaea*, *Cecropia*, *Macaranga* et les Araliacées).

Les arbres-bouteilles, comme *Adansonia* ou *Brachychiton*, viennent s'intercaler entre la phase *Carica* et la phase *Dysoxylon*.

B. STADE LEPTOCAULE

Rameaux plus ou moins grêles, très ramifiés, et bois plus ou moins dur; entre-nœuds plus ou moins bien développés; mégaphyllie ou microphyllie; mégaspermie ou microspermie.

Source : MNHN, Paris

1. Mégaspermes

4. *Phase Dysoxylon.*

Les *Dysoxylon* (Méliac.) sont typiques de cette importante sorte d'arbres tropicaux à feuillage composé mégaphylle, décussé ou spiralé sur d'assez gros rameaux ascendants. Chez *Dysoxylon* également, persiste de façon caractéristique un fruit arillé qui se présente sous la forme d'une capsule loculicide charnue. Beaucoup de Légumineuses, Sapindacées, Burséracées, Anacardiacées, Bombacacées, Sterculiacées, etc... sont de ce groupe, de même que *Bocconia*, *Hevea*, et (en partie) *Artocarpus*.

Ici encore, comme dans la phase *Carica*, existent à la fois des inflorescences latérales et des inflorescences terminales; mais, comme dans les deux groupes suivants, il n'y a pas de dérivés herbacés; ce sont les arbres mégaspermes tropicaux par excellence.

5. *Phase Magnolia.*

Cette phase ressemble à la précédente, mais avec des feuilles simples représentant soit des folioles terminales *(Mangifera, Lucuma, Persea)*, soit des feuilles composées palmées *(Dillenia* et peut-être *Magnolia)*, et les rameaux sont ici moins massifs. Typiques sont les Magnoliacées, Dilléniacées, Sapotacées, *Barringtonia*, *Persea*, *Quercus*, etc... mais de nombreuses transitions existent avec la phase précédente (comme chez les Sterculiacées), ou avec celle qui suit (comme chez les Myrtacées, Mélastomacées et Elaeocarpacées). Les arbres-à-étages des genres *Terminalia*, *Achras*, *Palaquium*, *Elaeocarpus*, *Sloanea* et *Cerbera* [1], sont caractéristiques de cette phase (voir Corner 1940). Les feuilles peuvent être grandes ou petites.

6. *Phase Myristica.*

Elle coïncide avec la phase *Magnolia* quant aux feuilles simples, mais l'arrangement foliaire, alterne ou décussé, se présente ici dans un plan unique et qui donne au feuillage une allure aplatie sur des extrémités horizontales. Ceci paraît être le mode de déploiement du feuillage le plus perfectionné parmi tous les arbres, et les rameaux sont ici typiquement grêles. Ces arbres sont généralement plus ou moins microphylles. Caractéristiques sont les *Myristicacées*, les *Annonacées* et beaucoup de genres modernes d'arbres tropicaux ou tempérés comme *Fagus*, *Carpinus*, *Durio*, *Symplocos* p. p., *Diospyros*, *Lecythis*, *Memecylon*, *Eugenia* p. p., etc...

7. *Forme cauliflore.*

Cette forme peut se superposer à n'importe laquelle des trois phases précédentes, lorsque les rameaux sont déjà devenus grêles, alors que les

1. Apocynacée; en Afrique *Alstonia* présente un remarquable port à étages. N. d. T

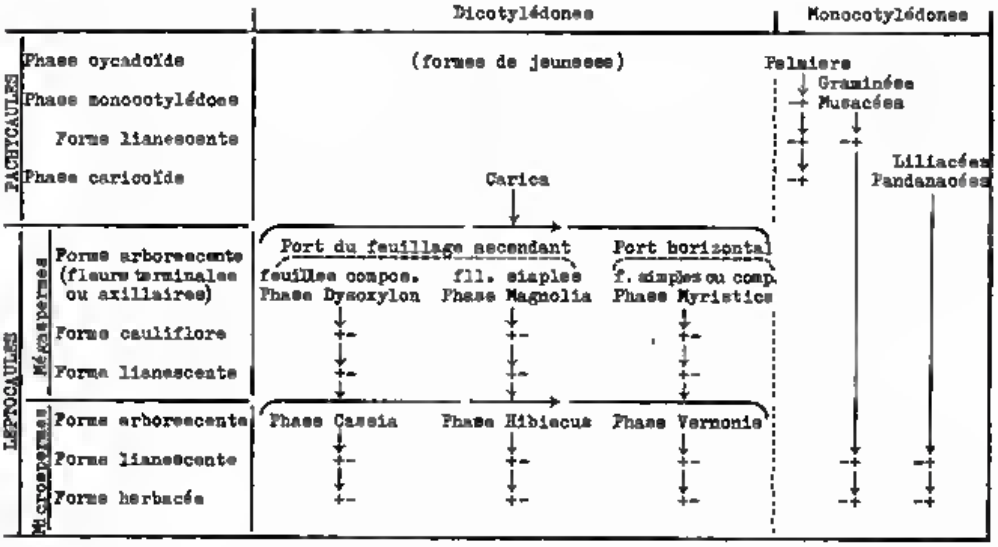
Source : MNHN, Paris

fleurs et les fruits sont encore massifs; elle est cependant plus caractéristique de la phase Myristica, cf. *Myristica*, *Polyalthia*, *Diospyros*, *Eugenia*, *Durio*.

2. Microspermes

Dans cette catégorie qui groupe les arbres les plus modernes, on peut trouver des équivalents aux phases précédentes 4, 5 et 6; on aboutit alors à trois nouvelles phases qui peuvent être respectivement représentée de façon typique par *Cassia*, *Hibiscus* et *Vernonia*. Dans chacune de ces phases, et cela est caractéristique des Microspermes, on trouve des dérivés herbacés. Quelques genres dont tous les représentants sont ligneux, font exception comme *Weinmannia*, *Populus* et *Salix*.

DIAGRAMME DES FORMES D'ANGIOSPERMES, ARBORESCENTES ET DÉRIVÉES



Le diagramme ci-dessus présente un résumé de la théorie du Durian; il peut suggérer les observations suivantes.

a. — Il apparaît que la lacune qui sépare la phase cycadoïde du stade leptocaule est largement remplie par les Monocotylédones qui peuvent être considérés comme représentant les proto-Dicotylédones; de même que les Conifères et les Gnétales sont les représentants modernes des proto-Gymnospermes. Tandis que les Dicotylédones produisaient toute la sucession des stades évolutifs de la forêt, les formes arborescentes des Monocotylédones semblent n'avoir produit que les stades les plus primitifs. Ainsi les forêts tropicales de fougères arborescentes, de Ptéridospermes et de Cycadales semblent avoir laissé la place à des forêts de palmiers, avant que ne soient établies les forêts de Dicotylédones à larges feuilles. L'absence d'épaississement secondaire, ainsi que l'absence de racine pivotante et d'entre-nœuds développés à la germination, sont des

Source : MNHN, Paris

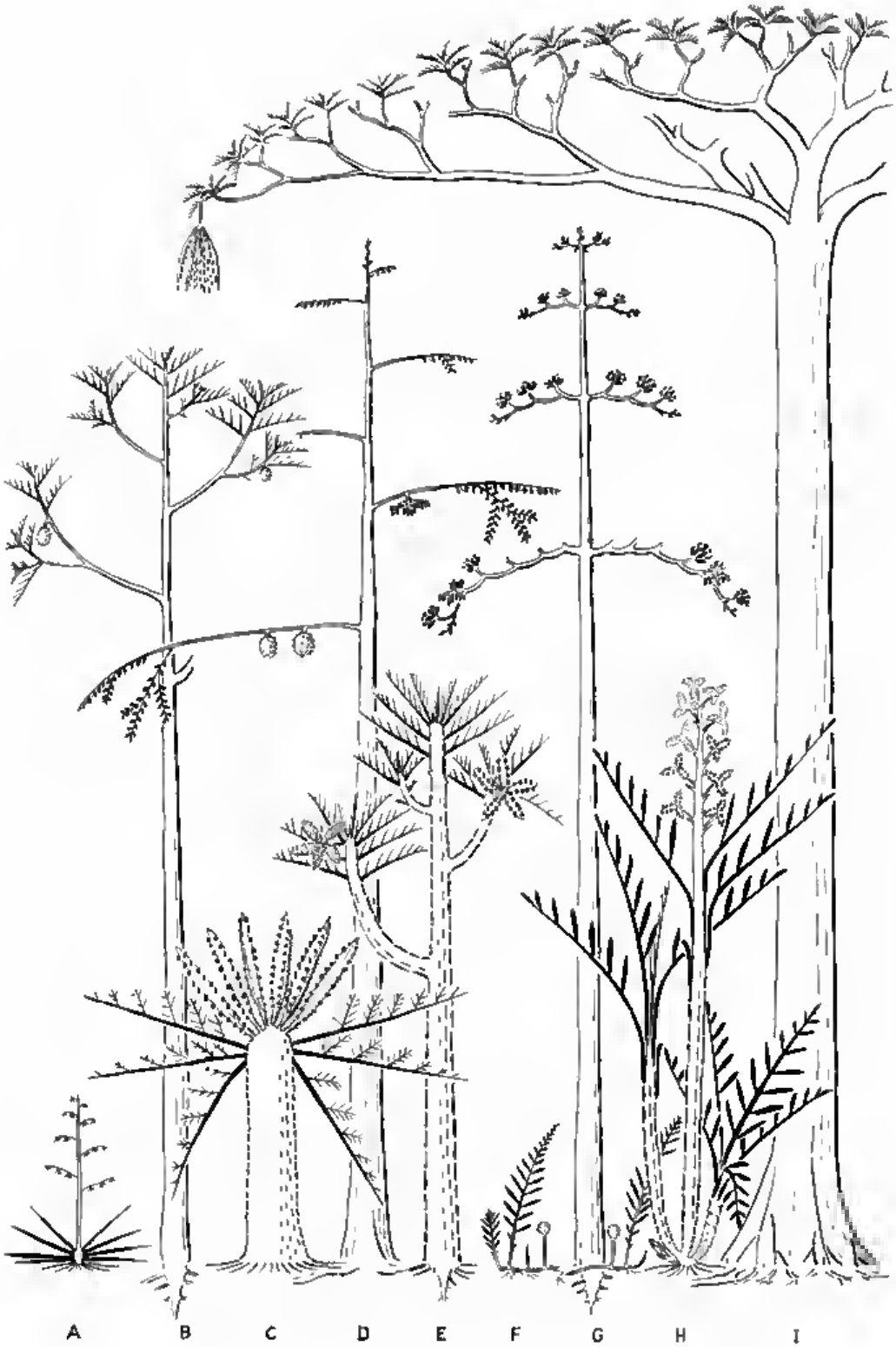


Fig. 20. — Schéma des principales formes arborescentes ou subherbacées dérivées (**A** et **F**) : **A**, Agave en rosette qui dérive directement de C par réduction; **B**, arbre leptocaule mégas-

Source : MNHN, Paris

caractères primitifs que les Monocotylédones présentent en commun avec les fougères arborescentes. Le problème pourrait être, en fait, non pas de savoir pourquoi les Monocotylédones ont divergé à partir des Dicotylédones, mais pourquoi les germinations dicotylédonées ont divergé à partir des Monocotylédones.

b. — Il existe une différence très grande entre le port ligneux et le port herbacé chez les Dicotylédones arborescentes du premier groupe (leptocaules-mégaspermes). La différence est beaucoup moins nette dans le cas des microspermes (à peine plus que dans le cas des deux séries de Monocotylédones donnant des dérivés herbacés). Ne pas distinguer ces deux classes d'arbres est cause de la confusion qui règne actuellement dans les tentatives de classification des Dicotylédones en groupes ligneux et en groupes herbacés. Les Méliacées et Sapotacées ne sont pas l'équivalent des Malvacées et des Rubiacées ligneuses.

c. — La forme herbacée a été différenciée selon deux lignes principales, à partir des pachycaules et à partir des leptocaules microspermes qui peuvent secondairement être ou non à bois mou); cette analyse aidera à expliquer quelques-uns des malentendus qui existent aussi au sujet du port herbacé.

d. — La liane est un cas spécial dont l'origine se situe à n'importe laquelle des phases de l'arbre leptocaule (aussi bien que des Monocotylédones).

e. — Toutes les phases sont efficacement et abondamment représentées par les plantes tropicales, mais seules les microspermes et les Monocotylédones herbacées sont bien représentées dans les flores tempérées; ceci illustre bien ce qui est une évidence pour la plupart des botanistes étudiant les forêts tropicales, qu'aucune plante à fleur n'a pu émerger des forêts tropicales vers les pays de mousson ou les régions tempérées, avant d'être adaptée, structuralement et physiologiquement, à faire face à des conditions rigoureuses.

f. — Les Casuarinacées, Salicacées, Cunoniacées, etc... Familles arborescentes, microspermes et microphylles d'une part, et les genres mégaspermes mais tempérés, *Quercus*, *Fagus*, *Juglans*, *Aesculus*, etc... d'autre part, persistent comme des impasses dans l'évolution et demandent une étude particulière.

g. — Les premières Angiospermes, à bois mou avec de grandes feuilles

---

perme à feuilles insérées en spirale; **C**, forme cycadoïde hypothétique, monoculae et monocarpique, à bouquet terminal de follicules épineux et à graines arillées; **D**, arbre leptocaule cauliflore à feuilles alternes simples sur des rameaux horizontaux (cf. *Durio*); **E**, forme caricoïde pachycaule peu ramifiée, à feuilles composées, à entrenœuds réduits à follicules axillaires et à arilles; **F**, Monocotylédone cauliflora herbacée, rhizomateuse à rejets aériens portant à plat des feuilles simples semblables à celles des arbres dicotylédones cauliflores mais dérivant de **H** (cf. Zingibéracées); **G**, arbres à étages, à fruits capsulaires et à arilles (cf. *Slonea*), à feuilles simples en rosettes (cf. *Terminalia*); **H**, Monocotylédone pachycaule à rejets, monocarpique, à follicules épineux, à arilles, à feuilles composées (cf. *Ravenala*); **I**, leptocaule mégasperme ancêtre des Légumineuses, à gousses déhiscentes, à arilles, à feuilles composées insérées en spirale (cf. *Parkia*). L'image aurait pu être complétée par quelques silhouettes d'oiseaux et de mammifères primitifs.

Source : MNHN, Paris

composées mésophytiques et de grosses graines sans pouvoir de dormance, n'ont très probablement pas pu laisser de traces fossiles. La plantule de *Rhizophora*, germant sur la plante-mère, est peut-être le représentant actuel d'un type archaïque de proto-angiosperme d'estuaire.

h. — Une réduction de taille succède toujours à une apogée dans une localité optimum donnée (cf. *Lepidodendron* et *Calamites*). Ainsi les forêts des tropiques cèdent la place à des savanes sous l'influence du facteur humain; ailleurs les bambous sont remplacés par des prairies.

i. — Un vaste champ de recherches est ouvert pour l'analyse de la position relative de chaque famille et genre d'Angiospermes dans ce diagramme évolutif. Chaque petit groupe spécifique de plantes tropicales devra faire l'objet d'investigations renouvelées, car la place de la majorité des espèces est encore très imparfaitement connue si l'on s'en tient à la bibliographie (cf. p. 177, la confusion à propos du genre *Ravenala*).

CONCLUSION

J'ai évité presque toute référence aux caractères de la fleur. Récemment encore, en 1930, quelqu'un écrivait : « le fruit n'a que peu ou pas de valeur pour contribuer à la connaissance de l'aspect primitif des Angiospermes. » La théorie du Durian, comme je l'ai appelée sur le conseil du Dr H. Godwin (Cambridge Botany School), montre qu'il est possible, en prenant pour base l'étude des fruits tropicaux, d'arriver à une compréhension étendue de l'évolution de l'arbre moderne, et peut-être même de la plupart des êtres vivants qui ont accompagné les plantes à fleurs depuis leur origine jusqu'à leur épanouissement.

La théorie montre qu'à partir d'arbres de petite taille, à port de *Cycas*, probablement monocarpiques, à fleurs ou inflorescences terminales et à volumineux follicules rouges épineux renfermant des graines noires à arilles rouges, les forêts tropicales ont dû graduellement se modifier par une évolution qui a abouti aux arbres microspermes modernes. Ce sont les formes arborescentes microspermes qui ont pu donner naissance aux Dicotylédones herbacées; ce sont elles aussi qui sont à l'origine de la plupart des grands arbres. La forêt a pu par la suite augmenter sa complexité, particulièrement par la prolifération des lianes et des épiphytes, mais aussi réduire la quantité de fruits comestibles qu'elle offrait auparavant à la vie animale. La théorie attire l'attention sur l'un des aspects les plus négligés de la biologie qui est la vie même des forêts tropicales; elle insiste sur l'importance des rapports entre les animaux et les plantes et tout particulièrement sur l'énorme diversité des formes arborescentes, des combinaisons de caractères et des processus évolutifs. Cette multiplicité est la raison d'être de la forêt tropicale. Ainsi les arbres cauliflores, les Palmiers, les arbres-à-étages aussi bien que les baies, les drupes, les noix ou les dimensions des graines, trouvent une explication naturelle. *Aesculus* et *Artocarpus*, *Castanea* et *Pandanus*, *Sloanea* et *Durio*, chaque genre trouve sa place naturelle.

Source : MNHN, Paris

Mais comme toute hypothèse prétendant éclairer une matière aussi vaste, celle-ci devra être perpétuellement retouchée au fur et à mesure de la découverte de ses nouveaux aspects; chaque genre ou famille sera à prendre en considération avec les particularités qui lui sont propres. Les ports des arbres, les bois, les feuilles, les boutons, les fleurs, les fruits, les graines et les racines fournissent tous les critères qui devront être un par un analysés et soupesés.

Il est maintenant manifeste que les ancêtres d'*Archidendron*, *Delonix*, *Durio*, *Sterculia*, *Sloanea*, *Dysoxylon*, etc..., qui ont des tiges épaisses, des feuilles composées, de grandes fleurs et des fruits à arilles rouges, ont représenté un « climax » de formes arborescentes adaptées aux conditions optimales que peuvent trouver, dans la ceinture équatoriale, les plantes de terre ferme; ainsi ces formes arborescentes ancestrales représentent le Xérophyton ou plante de terre ferme. Mais l'apogée de ces formes, en dimensions comme en puissance de survie, n'est plus réservée à quelques genres. Elle se manifeste actuellement dans des familles telles que les Papilionacées, Diptérocarpacées, Anacardiacées, Lécythidacées, Cupulifères, etc... Dans ces familles on remarque une tendance à la réduction de la taille et de la complexité des branches, feuilles, fleurs et fruits; mais la grosse graine comme facteur forestier se maintient. Ce sont ces familles modernes d'arbres tropicaux mégaspermes qui donnent, me semble-t-il, dans leur homoplastique diversité, une idée exacte du Xérophyton. La plupart des flores tempérées tirent leur origine des forêts tropicales. Ces forêts se maintiendront, en dehors de tout facteur humain, aussi longtemps que persistera le climat de la rain-forest; et comme celui-ci se dégrade, elles céderont la place aux arbres microspermes, éventuellement aux savanes, et ainsi l'âge d'or sera révolu à jamais.

SOMMAIRE

(Repris textuellement de l'édition originale.)

Taking the Durian *(Durio zibethinus)* as the type of fruit, and using the Leguminosæ, particulary, for exemplification, as well as as *Carica*, *Artocorpus*, *Aesculus* and *Castanea*, it is argued that the primitive angiosperm fruit must have been a red fleshy follicle, probably spiny, with large black seeds hanging on persistent funicles and covered with a red aril.

From this precept, it is argued further that the primitive angiosperm must have been a mesophytic, tropical, Cycad-like monocaulous tree with large pinnate leaves and peltate scales, probably monocarpic, and producing a terminal cluster of large arillate follicles.

Ramification with consequent reduction in size and complexity of the branches, leaves, flowers, and fruits, and the evolution of axillary inflorescences, have led to the modern tree-form with many slender twigs, simple leaves in horizontal sprays, small flowers, and greatly increased height.

Among modern tropical rain-forest trees a distinction is drawn between the more primitive *pachycaul* trees with massive unbranched, sparingly branched, or suckered (monocotyledonous) trunk, soft wood, and large leaves, and the orthodox *leptocaul* trees with relatively slender twigs and hard wood. A further distinction is made among leptocaul trees between the *megaspermous* and non-herbaceous and the *microspermous*

Source : MNHN, Paris

from which the dicotyledonous herbaceous plants have been derived; transitions between these two kinds of trees appear to be rare. Cauliflory is a condition forced upon leptocaul trees with, usually, applanate foliage by the retention of the old massive forms of flower and fruit.

The principles of *axial conformity* (or the correspondence in size and complexity between appendages and the parent axis) and *diminution on ramification* are indicated as fundamental to the construction of land-plants.

Modern fruits as capsules, nuts, winged indehiscent fruits, and so on have been evolved from the primitive arillate fruit with consequent great loss in food-supply to forest birds and mammals.

The significance of the spiny armour, the colour, the dangling seeds, and the smell of arillate fruit is discussed.

Ouvrages cités

Bailey F. M. — Catalogue of Queensland Plants (1916).

Church A. H. — Thalassiophyta... Oxford Botanical Memoirs, n° 3 (1919).

Corner E. J. H. — Wayside Trees of Malaya, Singapore (1940).

— Suggestions for Botanical Progress. New Phytol., XLV : 185 (1946).

— The Annonaceous Seed and its Four Integuments. Ibid. XLVIII (1949).

Pfeiffer A. — Die Arillargebilde der Pflanzensamen. Engl. Bot. Jahrb., XIII. 492-540, t. 6 (1949).

Pincher, Chapman. — Vision in Fishes. Discovery, July, p. 215 (1947).

Références complémentaires

Baillon H. — Le fruit du Durian, Bull. Soc. Linn. Paris **1** : 369-370 (2 mai 1883).

Corner E. J. H. — The Leguminous Seed, Phytomorphology **1**, 1-2 : 117-150 (1951).

— The Durian Theory extended I., Phytomorphology **3** : 465-476 (1953); **II** et **III**, ibid. : 152-165 et 263-274 (1954).

— A Dipterocarp clue to the Biochemistry of Durianology. Annals of Bot. **27** : 339 (1963).

Lemesle R. — Contribution à l'étude de quelques familles de Dicotylédones considérées comme primitives, Phytomorphologie **5**, 1 : 11-45 (1955).

Ozenda P. — Recherches sur les Dicotylédones apocarpiques. Contribution à l'étude des Angiospermes dites primitives. Jouve éd. Paris : **1-183** (1949).

Parkin J. — The Durian Theory : a criticism, Phytomorphology **3**, 1-2 : 80-88 (1953).

Source : MNHN, Paris

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES *RUBIACÉES* DE MADAGASCAR. I. *CINCHONÉES*

par A. Cavaco

I. SCHISMATOCLADA Bak.

En 1883, Baker a créé le genre *Schismatoclada* [1], endémique à Madagascar, comprenant une espèce qu'il a nommée : *S. psychotrioides*. Cette espèce est décrite sur deux spécimens de Baron n° 1320, 1769; l'échantillon type n'a pas été désigné. Deux ans aprés, le même auteur [2] décrit deux plantes malgaches récoltées aussi par Baron, le *S. concinna* (Baron s. n.) et le *S. viburnoides* (Baron 3220); en 1877 [3] il ajoute une autre espèce, le *S. tricholarynx* (Baron 3632).

En 1939, Mlle A.-M. Homolle publie une série d'espèces nouvelles [4] de ce genre, établit deux combinaisons nouvelles basées sur deux *Mussaenda* et fait tomber en synonymie du *S. psychotrioides* Bak. le *S. tricholarynx* du botaniste britannique.

En 1955, enfin, Humbert [5], dans son ouvrage sur le Massif du Marojejy, publie trois espèces et une variété nouvelle; les affinités entre ces taxa y sont étudiées.

*
* *

Il m'a semblé utile d'établir la clé dichotomique des espèces rencontrées jusqu'à présent à Madagascar et de publier deux espèces nouvelles de Mlle A. Homolle restées inédites jusqu'à présent. Par ailleurs, à la suite de cette étude j'ai été amené à mettre en synonymie le *S. mandrarensis* Homolle et à le considérer comme une forme de *S. aurantiaca* du même auteur. Enfin, je donne un aperçu de la répartition géographique de ces plantes malgaches.

1. In Journ. Linn. Soc. XX : 159, pl. XXIV (1883).
2. *Op. cit.* XXI : 407 (1885).
3. *Op. cit.* XXII : 480.
4. In Not. Syst. VIII : 28-32.
5. In Mém. Inst. Sc. Madagascar, VI, ser. B : 139-144.

Source : MNHN, Paris

ÉNUMÉRATION DES ESPÈCES

Les *Schismatoclada* sont des sous-arbustes et des arbustes atteignant 5 m de haut. Ce genre comprend actuellement 19 espèces. Les voici, par ordre chronologique de publication :

1. **S. psychotrioides** Bak. in Journ. Linn. Soc. XX : 159, Pl. XXIV, (1883) (Espèce-type.). — *S. tricholarynx* Bak., *op. cit.* XXII : 480 (1887) (Type : Baron 3632, K, P); Homolle in Not. Syst. VIII, 1 : 32 (1939).

Domaine de l'Est : Mont Andriambovibé, Decary 18076; sans indication précise, d'Alleizette 595 m; bassin inférieur du Mangoro, Perrier 18286; environs de Fort-Dauphin, Humbert 5843.

Domaine du centre : Sans autre indication, Baron 1278, 1769 (Lectotype, K, P), 3632 (type de S. tricholarynx), 4215, 4632, 5623; environs d'Ambositra, forêt de Ranomena, 1300-1400 m alt., Humbert 4837; versant E. du massif d'Andringitra, 1400 m alt. Perrier 3995, 3997; Betsileo, Hildebrandt 3898; Imerina, Hildebrandt 3631; pentes occidentales, Horombe, 1300 m, Perrier 12678; Tinjoarivo, Perrier 16942; haute vallée de la Rienana, 1000-1400 n° 3, Humbert 3595; bassin de l'Onibe R. N. n° 3, 1200-1500 m Humbert 17751, 17805; Angavo, Waterlot 706; Moramanga, Decary 7220; massif de Monongarivo, Perrier 3808; forêt d'Analamazaotra, Perrier 6940.

Les spécimens Humblot 548 rapportés à cette espèce par Mlle Homolle, offrent des caractères foliaires du *S. concinna* mais ils se rapprochent plutôt du *S. psycholrioides* par leur calice à lobes allongés (chez *S. concinna* les lobes sont très courts). Ceux-ci ne sont pas cependant tout à fail identiques à ceux du *S. psycholrioides*. En effet, dans les spécimens de Humblot le calice montre des lobes lancéolés (non foliacés ni spathuliformes) qui n'atteignent pas deux fois la longueur du tube. Nous ne disposons pas de matériel suffisant pour savoir si ce caractère est constanl et en faire une variété nouvelle. Il s'agit peut-être tout simplement d'un hybride entre ces deux espèces qui cohabitent dans la région d'Analamazaotra.

2. **S. concinna** Bak., *op. cit.* XXI : 407 (1885).

Domaine du Centre : Sans autre indication, Baron s. n. (Type, K, P), 3726; Mont Maromizaha, vers 1 000 m alt., près d'Analamazaotra, Perrier 16020.

Apparenté de très près à *S. psycholrioides* dont il diffère surtout par son calice à lobes courts.

3. **S. viburnoides** Bak. *op. cit.*, XXI : 407 (1885); Grandidier, Hist. Madag. Atlas. Pl. 455 (1897) : Humbert in Mém. Inst. Sc. Madagascar, VI, ser. B : 143 (1955).

Domaine de l'Est : Fort-Dauphin, Scott Elliot 2662.

Domaine du Centre : Sans autre indication, Baron 1320, 3220 (Type, K, P), 3628, 4289; sur les rochers du sommet de Lohanandranotsara (contrefort occidental du Marojejy) vers 1 200 m alt., Humbert 23169; dans la sylve à Lichens du versant oriental, 1 500-1 700 m, Humbert 22582; dans la végétation éricoïde du sommet culminant, entre 2 000 et 2 100 m, Humbert 23779 et Cours 3511; dans la sylve à

Source : MNHN, Paris

Fig. 1. — *Schismatoclada aurantiaca* : **1**, rameau florifère × 2/3. — *S. purpurea* : **2**, rameau florifère × 2/3; **3**, rameau fructifère × 2/3. — *S. farahimpensis* : **4**, rameau florifère × 2/3; **5**, rameau fructifère × 2/3. — *S. aurea* : **6**, rameau avec fleurs et fruits × 2/3. — *S. lutea* : **7**, rameau florifère × 2/3. (Mlle Vesque, del.)

Source : MNHN, Paris

Lichens aux abords du sommet du Beondroka, vers 1 400 m, Humbert 23500; au sommet de l'Anjenabe, vers 1 100 m, Humbert 24150.

Voisin du *S. rupestris* et du *S. rubra*, très semblables entre eux.

4. **S. aurantiaca** Homolle in Not. Syst. VIII, 1 : 28 (1939). — *S. mandrarensis* Homolle *op.* et tom. *cit.*, p. 30.

Domaine du Centre : Pic d'Ivohibe, 1 500-2 000 m alt., *Humbert* 3242; haute vallée de la Bienana, 1 000-1 400 m alt., Humbert 3521 (Lectotype, P); massif de Beampingaratra, sommet de Bekoho, 1 500 m, Humbert 6435 (Type de S. mandrarensis); même massif, mont Papanga, 1 400-1 576 m, Humbert 6365 (Syntype de S. mandrarensis).

Domaine de l'Est : Vondrozo (Farafangana), Decary 5238.

Je ne vois pas de différences spécifiques avec *S. mandrarensis* à part la gaine stipulaire un peu plus courte et les fleurs un peu plus petites. Les lobes du calice sont un peu plus larges aussi, mais leur longueur varie selon les échantillons examinés et sur un même spécimen elle n'est guère constante (ce qui s'oberve également dans d'autres espèces dont *S. rupestris* et *S. psychotrioides* en sont deux exemples). En tenant compte de ces petites variations quantitatives, on peut considérer le *S. mandrarensis* comme une forme.

5. **S. aurea** Homolle *op.* et *tom. cit.*, p. 28.

Domaine de l'Est : Massif d'Ikongo (Farafangana), Decary 5620.

Domaine du Centre : Massif d'Andringitra, 1 700 m alt. Perrier 3996 (Lectotype, P), vers 2 200 m alt., Perrier 13715, vers 1 600 m alt., Perrier 14475; pic d'Ivohibe (Bara), 1 500-2 000 m alt., Humbert 3337; massif d'Andringitra (Iratsy), 2 000-2 500 m alt., Humbert 3866.

Voisin du *S. Humbertiana* mais à inflorescence ramifiée, à cymes portées sur des pédoncules longs (comme chez *S. rupestris* dont il est également allié).

6. **S. citrifolia** (Lamk ex Poir.) Homolle *op* et *tom. cit.*, p. 28. — *Mussaenda citrifolia* Lamk ex Poir., Encycl. Méth. IV : 393 (1797).

Domaine de l'Est : District de Fort-Dauphin, Belavenoke, Decary 10444, 10730, Mahialambo, Decary 10567; Farafangana, Geay 6783. Type in Herb. Lamarck. n° 60 (P).

Très proche allié du *S. rupestris* dont il diffère surtout par les lobes du calice subspathuliformes.

7. **S. farahimpensis** Homolle *op.* et *tom. cit.* p. 29.

Domaine de l'Est : Farahimpa, Gouvernement de Madagascar 10 (Lectotype, P).

Domaine du Sambirano : Sans autre indication, Perrier 3821.

Domaine du Centre : Forêt d'Analamazaotra, Louvel 184, Thouvenot 8; massif du Beampingaratra, 800-1 500 m alt., Humbert 6324.

Source : MNHN, Paris

Allié de très près du *S. psycholrioides* dont il diffère surtout par son fruit de forme différente et plus petit, et aussi par son calice à lobes non foliacés.

8. **S. Humbertiana** Homolle *op.* et *lom. cit.* p. 29; Humbert in Mém. Inst. Sc. Madagascar, VI, ser. B : 142 (1955).

Domaine du Centre : Massif d'Andohahelo, 1 800-1 979 m alt., Humbert 6178 (Lectotype, P), 13660; massif du Beampingaratra, 1 400-1 576 m, Humbert 6381, 6385, 6442; bassin supérieur du Mandrare, sommet de Marosoui; 1 000-1 400 m alt., Humbert 6630 *bis*; bassin de l'Itomampy, mont Papanga, 1 300-1 700 m alt., Humbert 6903; mont Itrafanaomby (haut Mandrare), 1 600-1 963 m alt., Humbert 13531; forêt d'Andasibe (bassin de l'Onive), 1 400 m att., Perrier 17097.

Les affinités de *S. aurea* avec cette espèce ont été indiquées plus haut.

9. **S. lutea** Homolle *op.* et *lom. cit.* p. 30.

Domaine de l'Est : Environs de la baie d'Antongil, Perrier 3951 (Type, P).

Espèce bien reconnaissable à ses inflorescences très lâches. Voisine de *S. auranliaca.*

10. **S. pubescens** Homolle *op.* et *lom. cit.* p. 30.

Domaine de l'Est : Farafangana, dans un marais des environs de Vondrozo, Decary 5463 (Type, P).

Voisin de l'espèce suivante par ses inflorescences et ses stipules.

11. **S. purpurea** Homolle *op.* et *lom. cit.* p. 31.

Domaine du Centre : Massif du Tsaratanana, 2 000 m alt., Perrier 15355 (Type, P).

Diffère de l'espèce précédente surtout par son calice à lobes deltoïdes.

12. **S. rubra** Homolle *op.* et *lom. cit.*, p. 31.

Domaine de l'Est : Massif du Beampingaratra, vallée de la Maloto, 600-800 m alt., Humbert 6341.

Domaine du Centre : Même massif, même vallée, 800-1500 m alt., Humbert 6341 *bis*; même massif, mont Papanga, 1 400-1 576 m alt., Humbert 6341 *ter*; même massif, sommet de Bekoho, 1 100-1 500 m alt., Humbert 6461 (Lectotype, P), 6469.

Très proche allié de l'espèce suivante mais à stipules deltoïdes.

13. **S. rupestris** Homolle *op.* et *lom. cit.*, p. 31.

Domaine du Centre : Massif de l'Ivakoany, 1 300-1 610 m alt., Humbert 7001, 12218 (Lectotype, P); massif du Kalambatitra, 1 700-1 850 m alt., Humbert 11962, 12076; pentes occidentales des montagnes, à l'Aniampanga, en amont de Mahamavo, vers 900 m alt., Humbert 13893; mêmes pentes, au Vatazo (S. d'Imonty), 900 m alt., Humbert 14055; Ambositra, Decary 13572.

Très proche allié de l'espèce précédente, comme il a été dit plus haut, et voisin aussi de *S. viburnoides* dont il diffère surtout par son calice à lobes glabres.

Source : MNHN, Paris

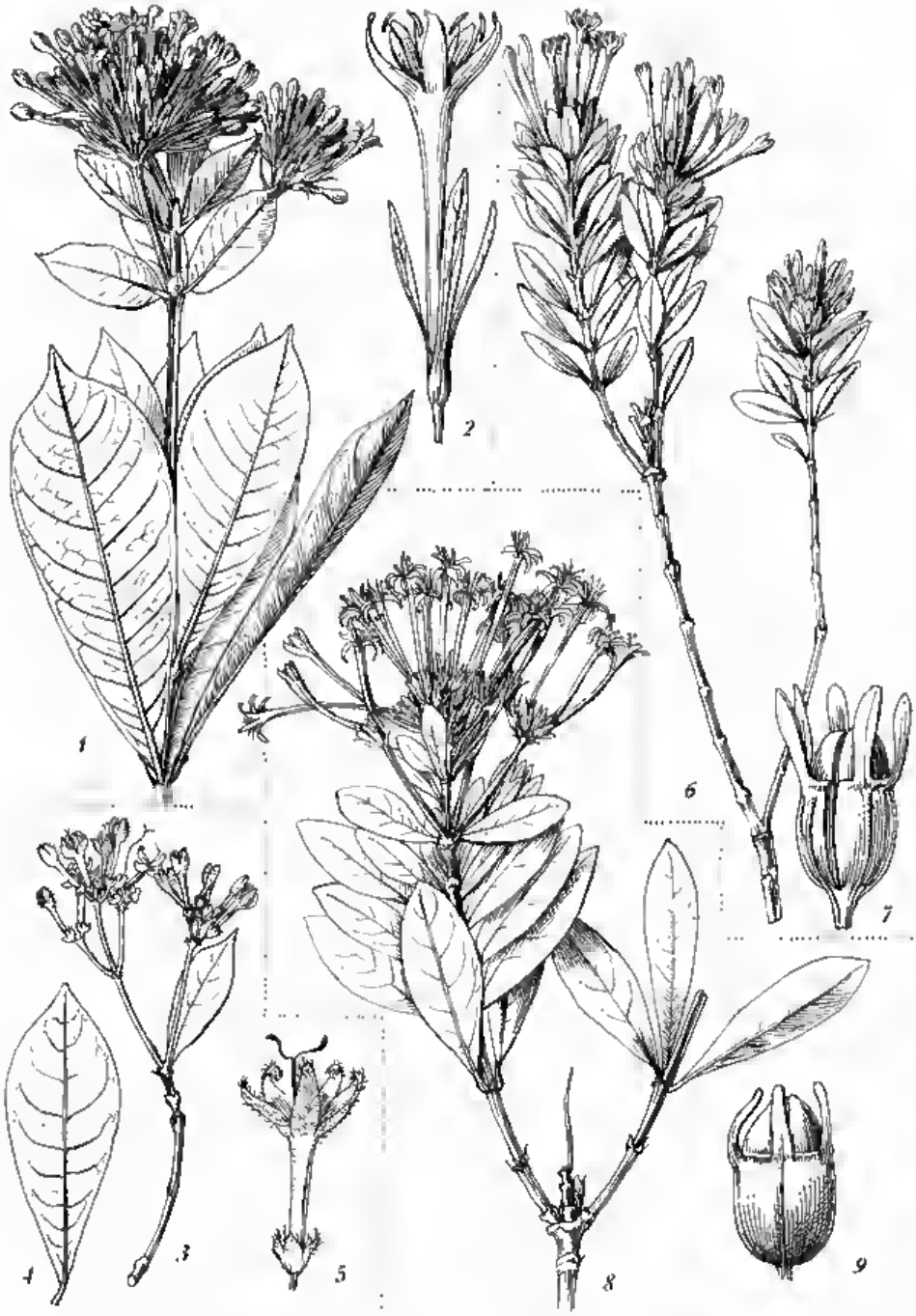


Fig. 2. — *Schismatoclada citrifolia* : **1**, rameau florifère × 2/3; **2**, fleur × 2,5. — *S. villiflora* : **3**, rameau florifère × 2/3; **4**, feuille × 2/3; **5**, fleur × 2. — *S. Humbertiana* : **6**, rameau florifère × 2/3; **7**, fruit × 2. — *S. rupestris* : **8**, rameau florifère × 2/3; **9**, fruit × 2. (Mlle Vesque del.)

Source : MNHN, Paris

— var. **brevicalyx** Humbert in Mém. Inst. Sc. Madagascar, VI, ser. B : 143 (1955).

Domaine du Centre : Sommet oriental du Marojejy, dans la sylve à Lichens, 1 500-1 700 m, Humbert 22569; même massif, dans la végétation éricoïde, 2 000-2 100 m, Humbert 23795; dans la sylve à Lichens de l'Ambatosoratra, 1 300-1 400 m, Humbert 22903. — Je n'ai pas pu examiner ces échantillons cités par l'auteur de cette variété.

14. **S. Thouarsiana** (H. Bn) Homolle in Not. Syst. *tom. cit.*, p. 32.
· *Mussaenda? Thouarsiana* H. Bn, Adansonia XII : 295 (1876-1879).

Domaine de l'Est : Vallée de la Manampanihy, aux environs d'Ampasimena, 20-100 m alt., Humbert 20596; sans indication précise du lieu de recolte, Du Petit-Thouars s. n. (Type, P).
Domaine du Centre : Massif de Tsaratanana, vers 1 400 m alt., Perrier 16080.

Espèce bien distincte par ses inflorescences amples et ses feuilles de grandes dimensions à stipules soudées entre elles formant une gaine plus ou moins haute.

15. **S. coriacea** Humbert in Mém. Inst. Sc. Madagascar, *tom.* et *ser. cit.* : 139, fig. 13, 1-4.

Domaine du Centre : Sommet oriental du Marojejy, dans la végétation éricoïde, sur rocailles, 2 050-2 137 m alt., Humbert 22762 (Type, P), 23823, Cours 3485.

16. **S. beondrokensis** Humbert *op.* et *tom. cit.* : 140, fig. 13, 5-9.

Domaine du Centre : Sommet du Beondroka, sylve à Lichens, vers 1 400 m alt., Humbert 23487 (Type, P).

Apparenté de très près à l'espèce précédente dont il se distingue aisément par ses stipules multifides, ses feuilles à bord densément pubescent et d'autres caractères dont on trouvera un exposé très complet dans l'ouvrage du Professeur Humbert sur « Le Massif du Marojejy » déjà cité. Les rapports phylétiques entre ces taxa et l'espèce suivante y sont étudiés minutieusement.

17. **S. marojejyensis** Humbert *op.* et *tom. cit.* : 142, fig. 13, 10-14.

Domaine du Centre : Sommet oriental du Marojejy, dans la végétation éricoïde, 2 000-2 100 m alt., Humbert 23697 (Type, P).

Affine de *S. Humberliana* mais à fleurs solitaires (non en cymes contractées) et plus grandes.

18. **S. bracteata** Homolle ex Cavaco

Ramis glabris. Folia coriacea, glabra, glauca, petiolata; limbo elongato oblanceolato, angusto vel elato, longe et abrupte acuminato, nervis permultis minoribus conspicuis; petiolo 2-3 mm; stipulis longe acuminatis integris. Inflorescentiae in cymas densas ramosas terminales dispositae; bracteis multis, ovatis-lanceolatis 1,5-2 × 0,5-0,8 cm. Flores 1,2 cm. longi; calyce 0,8-1 cm. longo, lobis 4-5, foliaceis, lanceolatis longitudinem tubi

Source : MNHN, Paris

sexto vel octo superantibus; corolla rubra, ad 1 cm. longa. Capsula elongata, lobis calycis coronata, ad 2 cm. longa; semina permulta elongata, alata.

Madagascar. Domaine du Centre : Haute vallée de la Rienana (bassin du Mati-tanana), 1 000-1 400 m alt., Humbert 3607 (Type, P); Ianala, Deans Cowan s. n. (BM, P).

Cette espèce est voisine du *S. psychotrioides* par son calice à lobes foliacés très développés et par la forme de son fruit mais elle se distingue aisément surtout par ses inflorescences accompagnées de feuilles bractéléales persistantes jusqu'au sommet.

19. **S. villiflora** Homolle ex Cavaco

Frutex (4-6 m.) glaber. Folia persistentia, petiolata; limbo oblanceolato, longe acuminato, ad basim longe attenuato-decurrente, nervis lateralibus permultis, nervis nervulisque conspicuis; petiolo brevi; stipulis deltoideis breve acuminatis intus pubescentibus. Inflorescentiae in cymas terminales ramosas paniculiformes multiflores dispositae; pedunculis secundariis elongatis complanatis 2-3 cm. longis; bracteis lanceolatis parvis intus pubescentibus. Flores albi, brevissime pedicellati, calyce campanulato, lobis 5 ovatis crassis, intus hirsutis, corolla ad 1 cm. longa, infundubuliforme tubo extus glabro, fauce hirsuta, lobis 5 oblongis extus pubescentibus intus glabris. Capsula ignota.

Madagascar. Domaine du Centre : Tsaratanana, dans la sylve à Lichens, Perrier 15524 (Type, P).

Voisin de *S. aurantiaca* mais à stipules deltoïdes, à lobes du calice petits, à lobes de la corolle non velus.

CLÉ DES ESPÈCES

1. Feuilles très petites, de 4-15 mm. de long et de 2-5 mm. de large.
2. Fleurs solitaires au sommet des rameaux; feuilles atteignant à peine 9 mm de long..... *S. marojejyensis.*
2'. Fleurs groupées au sommet des rameaux formant des inflorescences, non ramifiées, de cymes petites et sessiles; feuilles de 1-1,5 cm. de long..... *S. Humbertiana.*
1'. Feuilles d'au moins 2,5 cm de long et de plus de 5 mm de large.
3. Feuilles de 16-20 cm de long et de 5-6 cm de large, à pétiole de 3 cm de long. Inflorescence de cymes denses, ramifiée, atteignant à l'état de fruit, 11 cm de large..... *S. Thouarsiana.*
3'. Feuilles et inflorescences beaucoup plus petites.
4. Inflorescence de 7-15 cm de long en panicules amples de cymes, ou en ombelles de cymes.
5. Inflorescence très lâche à 2 axes secondaires de chaque côté de l'axe principale en ombelles; stipules entières, deltoïdes ..... *S. lutea.*

Source : MNHN, Paris

Fig. 3. — *Schismatoclada coriacea :* **1**, port × 2/3; **2**, détail de feuille × 4; **3**, fleur (forme brévistylée) × 1,5; **4**, stipules × 2. — *S. beondrokensis :* **5**, feuille × 2/3; **6**, détail de feuille × 4; **7**, stipules × 2; **8**, fleur (forme longistylée) × 1,5; **9**, fruit × 2. — *S. marojejyensis :* **10**, port × 2/3; **11**, stipules × 2; **12, 13**, fleur × 1,5; **14**, style × 5. (D'après H. Humbert.)

Source : MNHN, Paris

5'. Inflorescence moins lâche à plusieurs axes secondaires de chaque côté de l'axe principal en panicule; stipules multifides ..... *S. aurantiaca.*

4'. Inflorescence non disposée en panicules amples ni en ombelles, plus petites.

6. Fleurs disposées au sommet des rameaux, en glomérules.

7. Feuilles à bord densément pubescent; stipules multifides ..... *S. beondrokensis.*

7'. Feuilles à bord glabre; stipules entières..... *S. coriacea.*

6'. Fleurs en cymes pédonculées terminales ou axillaires.

8. Stipules profondément divisées.

9. Inflorescence en corymbes; fleurs petites atteignant 1,5 cm de long.

10. Lobes du calice foliacés..... *S. pubescens.*

10'. Lobes du calice deltoïdes..... *S. purpurea.*

9'. Inflorescence non en corymbes; fleurs grandes de 2,5 cm de long et plus..... *S. aurea.*

8'. Stipules entières.

11. Feuilles sessiles..... *S. citrifolia.*

11'. Feuilles pétiolées.

12. Inflorescence accompagnée de feuilles bractéales persistantes, jusqu'au sommet..... *S. bracteata.*

12'. Inflorescence non accompagnée de feuilles bractéales persistantes jusqu'au sommet.

13. Lobes de la corolle velus extérieurement. *S. villiflora.*

13'. Lobes de la corolle non velus extérieurement.

14. Feuilles sans pétiole distinct ou à pétiole ailé.

15. Stipules longuement acuminées, non deltoïdes ..... *S. rupestris.*

15'. Stipules non longuement acuminées, deltoïdes.

16. Lobes du calice densément ciliés. *S. viburnoides.*

16'. Lobes du calice non ciliés..... *S. rubra.*

14'. Feuilles à pétiole distinct.

17. Lobes du calice courts, obtus, épais . *S. concinna.*

17'. Lobes du calice allongés, non obtus, non épais.

18. Fruit ovoïde à globuleux. *S. farahimpanensis.*

18'. Fruit oblong atténué vers la base..... ..... *S. psychotrioides.*

Espèce incomplètement connue :

S. Homollei Boiteau in Bull. Acad. malg., n. s., XXIV : 81 (1942).

Ce taxon dont on ne connaît pas les fleurs ni les graines est douteux. A ne pas en tenir compte jusqu'à ce que l'on trouve des spécimens plus complets.

Source : MNHN, Paris

RÉPARTITION DES *SCHISMATOCLADA*

Voici un résumé de la répartition, par domaines floristiques, des *Schismatoclada*. Ils sont localisés dans la région malgache orientale, sensu HUMBERT [1], qui comprend quatre domaines :

1. DOMAINE DE L'EST (de l'Océan Indien à ± 800 m d'altitude). Trois *Schismatoclada* sont propres à ce Domaine : *S. citrifolia*, *S. lutea* et *S. pubescens*. Six sont communs au domaine du Centre : *S. psycholrioides*, *S. viburnoides*, *S. aurantiaca*, *S. aurea*, *S. farahimpensis* et enfin *S. rubra*.

2 et 3. DOMAINES DU CENTRE (au-dessus de ± 800 m d'alt. jusqu'à ± 2 000 m) et des HAUTES MONTAGNES (au-dessus de ± 2 000 m d'alt.). Les espèces suivantes ne dépassent pas ± 1 500 m d'alt. : *S. Thouarsiana*, *S. villiflora*, *S. bracteata*, *S. rubra*, *S. farahimpensis*, *S. psycholrioides* et *S. concinna*. Atteignent ± 2 100 m d'alt., dans la végétation éricoïde du Marojejy le *S. viburnoides*, *S. rupestris*, *S. coriacea* et le *S. marojejyensis ;* à ce même niveau, dans le pic d'Ivohibé, le *S. aurantiaca*, et dans le massif de Tsaratanana, le *S. purpurea*. Le *S. aurea* monte à 2 500 m dans le massif d'Andringitra (domaine des Hautes Montagnes). Dans la sylve à Lichens du Beondroka, vers 1 400 m d'alt., ont été récoltés le *S. Humberliana* qui atteint 1 979 m d'alt. dans les montagnes du Sud-Est et le *S. beondrokensis*.

4. DOMAINE DU SAMBIRANO (dans le Nord-Ouest de l'île). Une seule espèce, le *S. farahimpensis*, qui se retrouve dans les domaines du Centre et de l'Est.

RÉSUMÉ. — Les *Schismatoclada* habitent donc les forêts denses, ombrophiles et sclérophylles. Sur 19 espèces, 3 sont localisées dans le domaine de l'Est, 10 dans le domaine du Centre, 6 s'étalent dans ces deux domaines (dont une seule, le *S. farahimpensis*, se retrouve ailleurs, dans le domaine du Sambirano). Parmi les espèces qui montent à 2 000-2 500 m d'alt., trois (*S. viburnoides*, *S. aurantiaca* et *S. aurea)* ont une large extension puisqu'elles pénètrent profondément dans le domaine de l'Est, jusqu'aux environs de Farafangana et de Fort-Dauphin. Par contre, 2 espèces sont confinées dans la végétation éricoïde à ± 2 100 m d'alt. : *S. coriacea* et *S. marojejyensis*.

1. H. HUMBERT. — « Les territoires phytogéographiques de Madagascar. Leur cartographie ». In Année biolog. **31** : 439-448 (1955), Paris.

Source : MNHN, Paris

BERTIERA ANGUSIANA, RUBIACÉE NOUVELLE DE LA RHODÉSIE DU NORD

par N. Hallé

Quatorze parts provenant d'herbiers indéterminés aimablement communiqués par MM. les Directeurs des Herbariums de Bruxelles et de Kew, ont été réunies et étudiées. Treize sont de Rhodésie du Nord, une seule part est du Sud-Ouest du Congo ex-belge. Ce matériel homospécifique nous

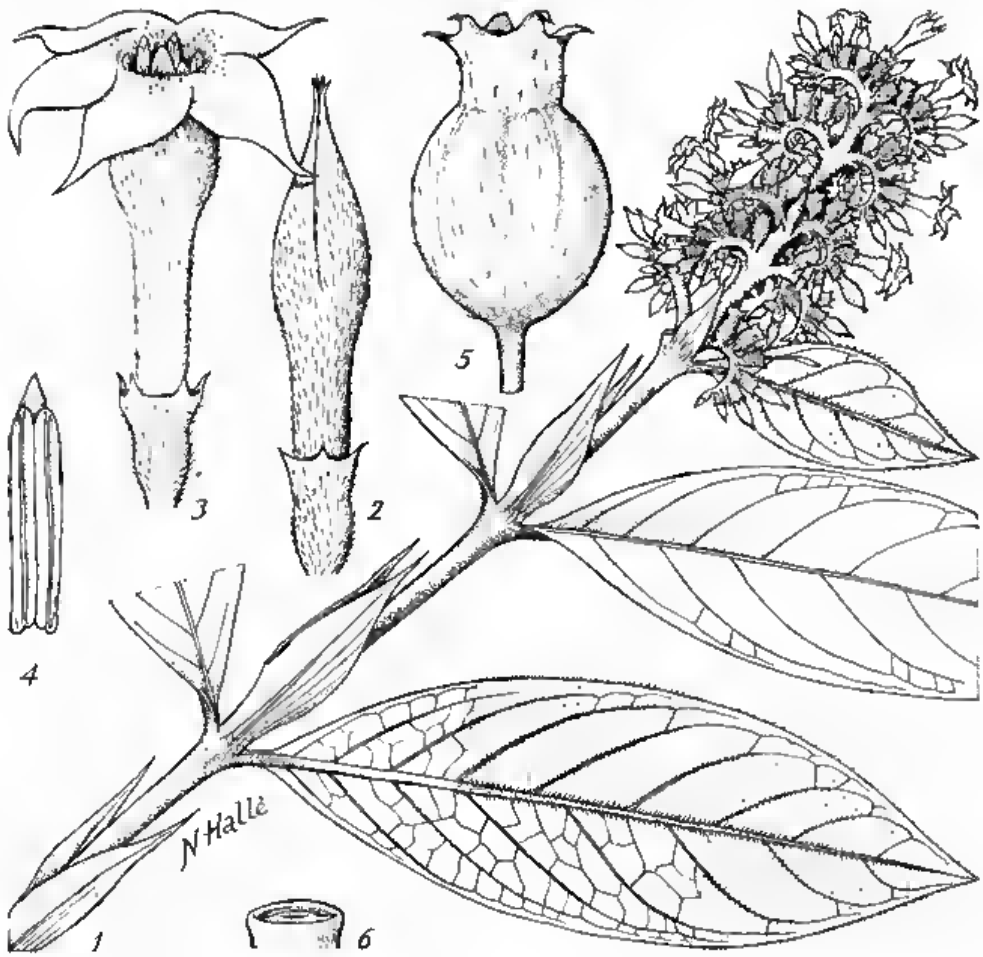


Fig. 1. — *Bertiera angustiana* N. Hallé : **1**, rameau florifère avec la feuille du bas vue par la face inférieure, une moitié du limbe figurant la pubescence, l'autre partie la fine nervation apparente à sec (Fanshawe F. 3683); **2**, bouton; **3**, fleur épanouie et **4**, anthère (Greenway 5763); **5**, fruit non mûr (Fanshawe F. 1998); **6**, disque floral à sec (F. 3683). — Dimensions indiquées dans le texte.

Source : MNHN, Paris

permet de décrire une nouvelle plante appartenant au genre *Bertiera*, sous-genre *Bertierella* N. Hallé (1960). Nous dédions cette espèce à M. A. Angus dont les déterminations provisoires datées de 1954, montrent qu'il a prévu à la fois sa parenté avec le *B. subsessilis* Hiern, et son originalité, d'après une partie de nos matériaux d'étude (cf. F. White 1962).

Bertiera angusiana N. Hallé sp. nov.

Haec species stipulis magnis 15-40 mm longis, 6-11 mm latis, ± glabris, conspicuis, ab omnibus speciebus differt; affinis *B. subsessili* Hiern sed inflorescentiis non tam arctis, cymulis lateralibus non contractis, pilis in nervis subter folii non appressis sed erectis, fructu pedicellato differt; affinis etiam *B. congolanae* De Wild. sed foliis in sicco virido-olivaceis, inflorescentiis brevioribus 3-7 cm longis interdum pendentibus pedunculo saepe nullo, fructu non tam longe pedicellato, nervis secundariis (6) 7-9 ascendentioribus differt.

Caractères complémentaires :

Arbuste de 2-5 m de haut, à rameaux pubescents puis glabrescents. Pétiole de 1-3(5) mm de long, largement marginé-canaliculé. Limbe elliptique à base ± cunéiforme, à sommet brièvement aigu, de 9-15 × 3-6 cm. Une paire de feuilles souvent réduites ou ± avortées à la base de l'inflorescence. Cymes latérales accrescentes après l'anthèse. Fleur blanche ou blanc-crème de 11-14 mm de long, sessile avant l'anthèse; calice pubescent, cupuliforme, haut de 1 mm, paucidenticulé ou ± 5-denté. Corolle pubescente à tube de 1-1,5 mm de large à sec, à 5 lobes très aigus; pilosité interne (intermédiaire entre *B. subsessilis* et *B. congolana* : cf. N. Hallé 1960) comprenant des poils ± dressés et médiocrement denses vers la base et au-dessous de la base des lobes, et des papilles infrastaminales. Anthères longues de 2-3 mm, à connectif saillant ± aigu. Style caractéristique du genre. Disque haut de 0,5 mm. Ovaire (réceptable) pubescent à 2 loges. Fruit subsphérique à ovoïde (env. 5 mm), ± glabrescent, pédicellé et à cupule accrescente, rouge clair avant maturité à sec; 55-75 graines pour un fruit (Fanshawe 1998).

Matériel étudié :

Rhodesie du Nord

D. B. Fanshawe : F. 1998 (K, BR) Shiwangandu (fl. 5-2-1955); F. 3683 (K) Kawambwa (fl. 27-8-1957). — Greenway : 5763 (K, *typus*) Shiwa Ngandu 5100 ft alt. (fl. 23-9-1938). — R. M. Lawton : 756 (K) Misamfwa, Kasama (fl. et j. fr. 14-9-1961). — E. A. Robinson : 4012 (K) Kasama, Mungwi (j. fr. 26-10-1960). — F. White : 3299 (K, BR) Mwimtunga, 4 miles N. of Kalene Hill Mission (fl. 20-9-1952); 3546 (K) = 3565 (BR) 10 miles W. of Kawambwa Boma (fr. 31-10-1952); 3783 (K) Chinsali, Shiwa Ngandu (bout. et j. fr. 29-11-1952).

Congo ex-belge

A. Schmitz 5662 (BR) riv. Lubinda, 153 km. de Kolwesi vers Kinda et Kamina (fl. 20-9-1957).

Source : MNHN, Paris

Notes écologiques :

Growing in evergreen forest (White, Robinson); at edge of fringing forest (White); common with *Garcinia*, *Psychotria*, and *Plectranthus* in *Syggygium* sp., *S. cordatum*, *Xylopia*, *Fagara macrophylla*, *Canarium*, *Bersama* swamp forest (Greenway); en bordure de galerie forestière sur sable périodiquement inondé (Schmitz); in *Berlinia* forest fringing small rocky stream (White).

Références

N. Hallé. — Sur les *Bertiera* (Rub.) d'Afrique, Notulae System. 16 : 280-292 (1960).
— — Espèces africaines nouvelles de *Bertiera*, Adansonia, 3 : 294-306 (1963).
F. White. — Forest Flora of Northern Rhodesia, Oxford Univ. Press : 397 (f. 70k) et 401 (1912).

Source : MNHN, Paris

UN NOUVEL *ELIONURUS* DE COTE-D'IVOIRE (GRAMINÉES)

par Adjanohoun et Clayton[1]

Elionurus euchaetus Adjanohoun et Clayton, sp. nov.

Affinis *E. platypi* (Trin.) Hack. sed gluma inferiore spiculae pedicellatae longe aristata et ea sessilis biaristata differt.

***Gramen* perenne, usque 1 m altum; innovationes intravaginales; culmi erecti, leviter compressi, laeves, nodis barbatis, infra nodos pubescentes ceterum glabri, e nodis superioribus ramos floriferos gerentes. *Foliorum* vaginae sericeotomentosae, striatae; ligula ad seriem dense ciliolatam redacta; laminae lineares, circiter 30 cm longae et 2-4 mm latae, saepe involutae, glaucae, supra et subtus sparse pilosae prope basin villosae, marginibus scaberulis. *Racemi* singuli, circiter 8 cm longi, fragiles, longe pedunculati, pedunculis scaberulis, 10-12 cm longis, spatheolis 2-4 cm longioribus; rhachidis internodia lineares, teretes, 6 mm longa, villosa ciliis usque 4 mm longis, apice valde obliqua; pedicelli eis similes sed ad apicem truncati. *Spiculae sessiles* 7 mm longae (callo aristisque exceptis); callus late linearis, 2,5 mm longus, acutus, pilosus; gluma inferior lanceolata, 9-nervis, dorso glabro leviter convexa, lateraliter bicarinata, juxta carinas oleosa, carinis anguste alatis spinulosociliolatis, ad apicem in aristas duas scaberulas 2 cm longas producta; gluma superior ea paulo brevior, lanceolata, 3-nervis, unicarinata, marginibus superne ciliolatis exceptis glabra. *Anthoecium inferum* ad lemma anguste lanceolatum, 5,5 mm longum, 2-nerve, acutum, marginibus sparse ciliolatis redactum. *Anthoecium superum* lemma elliptico-lanceolatum, 4,5 mm longum, 3-nerve, glabrum; palea nulla; lodiculae duae, 0,7 mm longae, cuneatae. *Spiculae pedicellatae* 6 mm longae; gluma inferior anguste lanceolata, 7-nervis, lateraliter bicarinata, carinis spinuloso-ciliolatis exceptis glabra, in aristam scaberulam 2 cm longam producta; gluma superior navicularis, glabra, arista 6 mm longa; anthoecia duo lemmatibus hyalinis instructa, superiore antheras tria subtendente.**

Cote-d'Ivoire. Savane sèche entre Toupé et Saleye, route de Dabakala à Boudoukou, 28 janv. 1961, Adjanohoun 237 A (holotype K, isotype AB I); 236 A.

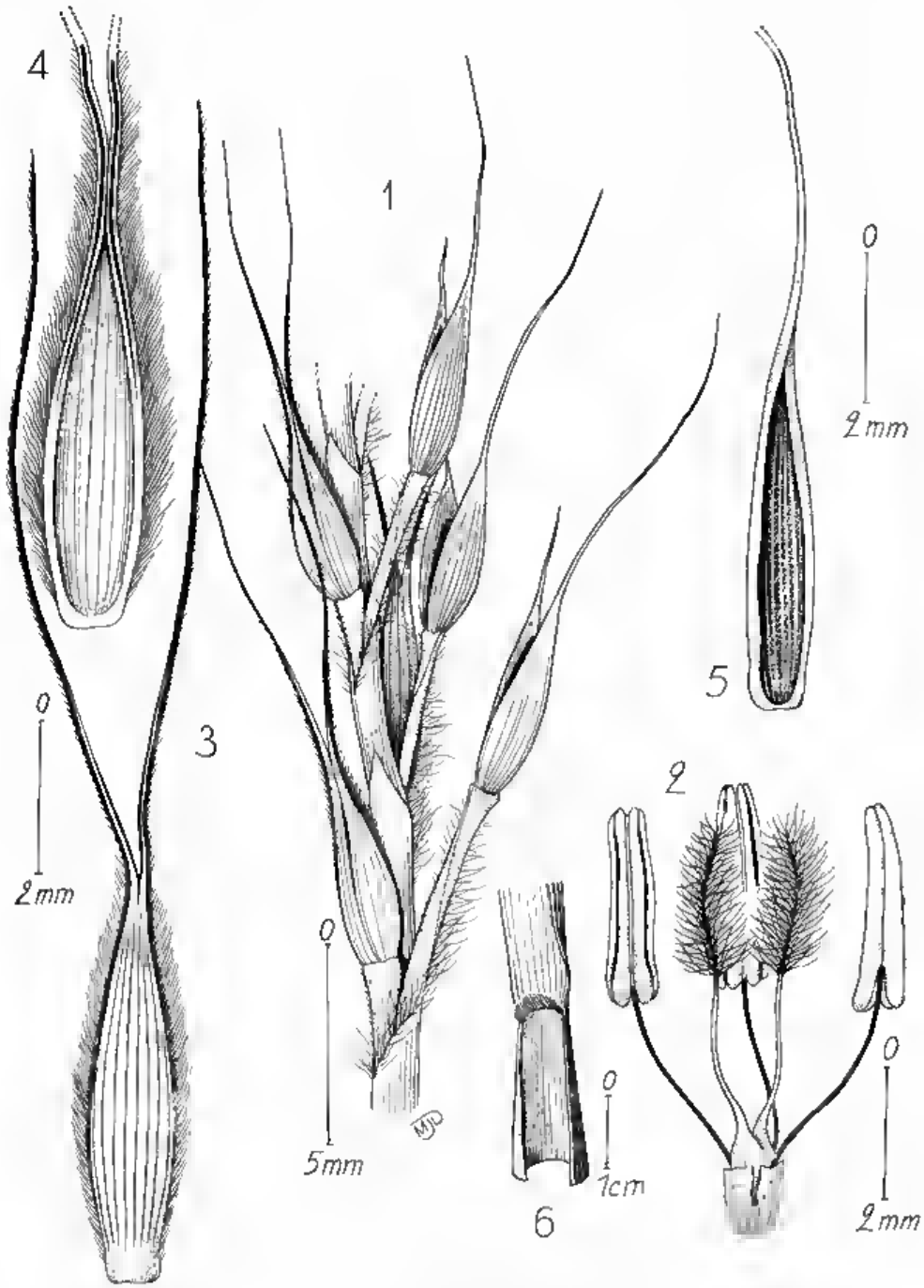
Le deuxième groupe diffère par — la face inférieure des feuilles, glabre — les gaines et les nœuds — les épillets sessiles poilus et les arêtes plus courtes (1 cm), ceci étant probablement dû à la non-maturité de l'inflorescence.

Notre nouvelle espèce est facilement reconnaissable par les glumes inférieures longuement subulées des deux épillets, sessiles et pédicellés. Elle présente quelques ressemblances avec les *Urelytrum* en particulier, par

1. *Nota* : L'article « Un *Andropogon* nouveau de la Section Piestum », *Adansonia*, III, 3 (1963) a été publié par M. Adjanohoun en collaboration avec M. Clayton.

Source : MNHN, Paris

l'épillet pédicellé subulé caractéristique du genre. A l'observation, on s'aperçoit que la ressemblance n'est que superficielle car la glume inférieure biaristée et le long callus pointu de l'épillet sessile n'existent pas chez les *Urelytrum*.



Pl. 1. — *Ethonurus euchaetus* Adjanohoun et Clayton : **1**, fragment d'inflorescence; **2**, fleur fertile moins les glumes et glumelles; **3**, glume inférieure de l'épillet sessile, vue dorsale; **4**, même glume, vue centrale; **5**, glume inférieure de l'épillet pédicellé, vue ventrale; **6**, la ligule.

Source : MNHN, Paris

INFORMATIONS

Nous avons le très grand regret d'annoncer le décès de M. **Charles Baehni,** Directeur du Conservatoire et du Jardin Botanique de Genève, Professeur aux Universités de Genève et Lausanne, universellement connu pour ses travaux sur les Sapotacées et le rôle de premier plan qu'il a joué dans tous les Congrès de Botanique en particulier pour les questions de nomenclature.

Nous apprenons la mort récente, à Barcelone, du **Dr P. Font Quer** C'était un botaniste de renommée internationale. Citons seulement aujourd'hui le grand ouvrage publié sous sa direction : le *Diccionario de Botânica* qui comporte 1 244 pages et de nombreuses illustrations.

FLORE DE MADAGASCAR ET DES COMORES

W. Rauh, Didiéréacées. — 121e famille, 36 p., 11 pl. — 6 F. Petite famille endémique de Madagascar qui comprend 4 genres localisés dans la région de l'Ouest et du Sud de l'Ile

FLORE DU GABON

Volume nº **7** : **A. Cavaco, Polygonacées, Chénopodiacées, Amaranthacées, Nyctaginacées, Phytolaccacées, Aizoacées, Portulacacées, Caryophyllacées.** — 76 p., 11 pl. — 15 F.

Illustrations de J. Sausotte-Guérel et G. Chypre.

CARTES DE VÉGÉTATION

Trois cartes internationales du tapis végétal et des conditions écologiques à 1/1.000.000 viennent de paraître pour les régions indiennes de **Madas, Jagannāth,** et **Godāvari.** Elles sont publiées par le Conseil indien de recherche agronomique (The Indian Council of Agricultural Research) et réalisées par l'Institut français de Pondichéry sous la direction de **MM. Gaussen,** Professeur honoraire à la Faculté de Toulouse, **Legris,** Conservateur des Eaux et Forêts, **Viart,** Ingénieur des Eaux et Forêts.

* * *

Le succès de la revue de notre laboratoire nous a amenés à accepter des travaux plus nombreux et par suite à augmenter la périodicité d'*Adansonia.* En 1963, nous avons publié 3 fascicules au lieu de 2 et, compte tenu de l'élévation des prix d'impression, nous sommes obligés de relever légèrement le prix des abonnements qui seront portés à :

40 F pour la France
50 F pour l'Étranger.

Nous avisons d'autre part nos abonnés que des tirés à part de l'article de **M. Corner** sur « La théorie du Durian et l'origine de l'arbre moderne » seront en vente séparément au Laboratoire de Phanérogamie, 16 rue Buffon, Paris 5e.

Source : MNHN, Paris

ÉDITIONS DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
C. C. P. PARIS 9061-11

15, quai Anatole-France — PARIS 7e
Tél. : SOLférino 93-39
(Extrait du catalogue général)

NOUVELLE FLORE DE L'ALGÉRIE ET DES RÉGIONS DÉSERTIQUES MÉRIDIONALES
par QUEZEL et S. SANTA
VOLUME II

Ouvrage in-8° raisin relié toile comportant 608 pages et 10 planches hors texte.
PRIX : 48 F

CARTE DES GROUPEMENTS VÉGÉTAUX DES ENVIRONS D'OBERNAI
(Bas-Rhin)
1/10 000e
par L. R. THEURET
PRIX : 15 F

ESSAI DE PHYTOCINÉTIQUE BIOGÉOGRAPHIQUE
par P. REY
167 fig., 25 tabl., 13 dépl. h. t.
Ouvrage de 400 p. in-8° raisin relié.
PRIX : 42 F

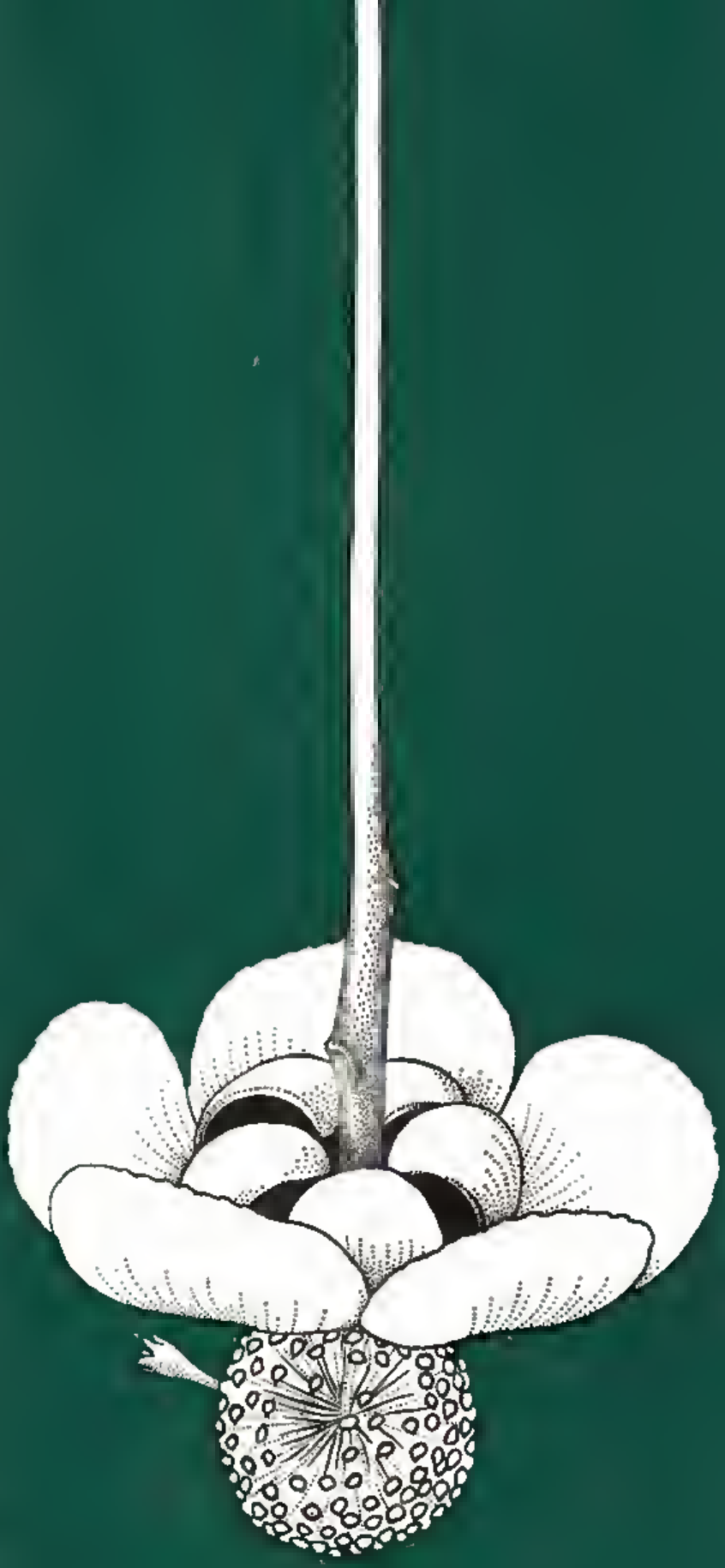
Colloque international n° 97
MÉTHODES DE LA CARTOGRAPHIE DE LA VÉGÉTATION
Toulouse 16-27 mai 1960
Ouvrage relié pellior in-8° raisin de 324 pages, 2 dépl. h. t., 1 carte h. t. 2 couleurs.
PRIX : 32 F

Source : MNHN, Paris

ACHEVÉ D'IMPRIMER LE 8 AVRIL 1964
SUR LES PRESSES DE L'IMPRIMERIE
FIRMIN-DIDOT, MESNIL-SUR-L'ESTRÉE
(EURE)

2219 — Dépôt légal : 2e trimestre 1964

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris